









Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Achtundvierzigster Band.

Mit 33 Tafeln und 50 Figuren im Text.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1897.



Inhalt.



(Aus dem anatomischen Institut in Kiel.)

Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa.

Von

Dr. **Friedrich Meves.**

Hierzu Tafel I—V.

I. Ueber Eintheilung und Zahl der Zellgenerationen.

Seit den Arbeiten van Beneden's und O. Hertwig's theilt man die Entwicklung der Geschlechtszellen allgemein in drei Perioden ein:

1. eine Vermehrungsperiode, während welcher sich die Ursamen- bezw. Ureizellen durch eine verschieden grosse Zahl von mitotischen Theilungen vermehren;

2. eine Wachsthumsperiode, in welcher die durch wiederholte Theilung kleiner gewordenen Zellen mehr oder minder stark heranwachsen;

3. eine Reifungsperiode, in welcher sie zwei mitotische Theilungen erleiden, zwischen denen ein Ruhestadium des Kerns ausfällt. Die männlichen Samenzellen machen nach Ablauf der zweiten Theilung komplicirte histologische Veränderungen durch, durch welche sie in Spermatozoen umgewandelt werden.

Bei meinen Untersuchungen am Salamanderhoden musste ich mir sehr bald die Frage stellen, ob und in welcher Weise diese Eintheilung auch auf die Zellgenerationen desselben Anwendung finden kann.

Flemming giebt in seiner im Jahre 1887 erschienenen Arbeit (13) von der Zellvermehrung im Salamanderhoden folgendes Bild.

Die Mitose erfolgt hier nach zwei verschiedenen Typen, welche als homöotypische und heterotypische Theilungsform unterschieden werden.

Die frühesten Zelltheilungsschübe, die man im Frühling trifft, folgen der homöotypischen Form; sie führen zur Bildung der Spermatocysten.

In den Cysten wachsen die Zellen zur ersten Generation der Spermatocyten heran, welche mit wenigen Ausnahmen die heterotypische Theilungsform aufweisen. Eine erste Tochtergeneration dieser grossen Zellen, durch entsprechend geringere Grösse kenntlich, behält die heterotypische Form vorwiegend bei, aber es tritt in ihr daneben in erheblichem Maasse die homöotypische auf. Noch mehr ist dies der Fall bei der drittfolgenden abermals kleineren Generation, wo die beiden Formen sich ziemlich die Waage halten. Die Tochterzellen dieser dritten Generation wandeln sich in Spermatozoen um.

Als Anomalien beschrieb ferner Flemming ausser Mitosen mit auffallend kurzen Segmenten solche, bei welchen die Chromosomen in Gruppen von vier Kügelchen auftreten.

In der Folgezeit fand man nun, dass der Anordnung des Chromatins zu Vierergruppen bei den Theilungen der Reifungsperiode als einem normalen Vorkommniss eine ausgedehnte Verbreitung zukommt. Es sprach darauf zuerst Haecker (18), ohne eigene Untersuchungen am Salamander angestellt zu haben, die Vermuthung aus, dass das von Flemming beschriebene Auftreten von Vierergruppen im Salamanderhoden als normaler Vorgang in die Reifungsphase einzureihen sei.

Zu demselben Resultat kam vom Rath (42) auf Grund eigener Wahrnehmungen.

vom Rath giebt an, dass ausser den drei Generationen Flemming's noch eine vierte und im unmittelbaren Anschluss an diese noch zwei weitere Generationen auftreten, durch welche eine Reduction des Chromatins im Weissmann'schen Sinne bewerkstelligt wird. Aus dem Dyaster der vierten Generation gehen nämlich Vierergruppen hervor, welche durch die beiden folgenden Theilungen geviertelt werden. Eine Konsequenz dieser Auffassung ist es, wenn vom Rath, wie schon Haeker, sämmtliche Zellgenerationen, welcher derjenigen, in welcher die Vierergruppen auftreten, vorhergehen, als Ursamenzellen bezeichnet.

Ich habe mich durch meine Untersuchungen davon überzeugt, dass die vom Rath'sche Darstellung irrthümlich ist; aber auch die frühere von Flemming gegebene Beschreibung trifft, was die Zahl der Generationen der Spermatocyten anlangt, nicht zu, wie dies auch Flemming nach Verfolgung meiner Untersuchung zugiebt.

Der Salamanderhoden (Fig. 1) setzt sich, wie schon wiederholt beschrieben ist, aus mehreren hinter einander gelegenen Lappen zusammen, welche je nach der Jahreszeit und dem jeweiligen Entwicklungszustand des Spermas bezw. der spermabildenden Zellen verschiedene Grösse, Gestalt und Farbe besitzen. Betrachten wir einen Salamanderhoden aus der zweiten Hälfte des Juli (Fig. 1) oder der ersten Hälfte des August, so besteht derselbe aus einem vorderen grossen Lappen (b, c) von durchscheinend grauer Farbe und einem oder zwei hinteren kleineren, weisslich grauen bezw. hellweissen Lappen (d). Nach dem Kopf zu zieht sich der vordere graue Lappen in einen ebenfalls grauen Zipfel (a) aus. Ein Strang von gleicher Farbe (e) schliesst sich meistens caudalwärts an den hintersten Lappen an, gegen welchen er scharf abgesetzt ist.

Auf dieses Organ sind die Sexualelemente in folgender Weise vertheilt. Die hinteren weissen Lappen (d) enthalten reife Spermatozoen. Der vordere graue Lappen dagegen beherbergt die samenbildenden Zellen, welche sich um diese Jahreszeit in regster Theilung befinden. In dem vorderen Zipfel (a) von grauer Farbe finden wir, von Bindegewebe umgeben, grosse eiähnliche Zellen, Spermatogonien, welche durch eine ununterbrochene Entwicklungsreihe in die kleineren Zellen des Lappens übergehen; ebenfalls Spermatogonien, gewöhnlich in reichlicheres Bindegewebe eingebettet, sind in dem hinteren Zipfel (e) enthalten.

Im folgenden wollen wir jetzt den Entwicklungsgang einer Spermatogonie zunächst einmal kurz ins Auge fassen. Durch die Theilungen derselben werden eine Zeit lang nur gleichwerthige Tochterzellen gebildet, die sich jede mit einer von den sog. Follikelzellen (Randzellen vom Rath's) gebildeten Umhüllung umgeben. Die chromatischen Figuren der Mitose dieser Zellen zeigen keine Unterschiede gegenüber den gewöhnlichen Mitosen; die Zahl der Schleifen beträgt 24 vor Eintritt der Längsspaltung.

An der Basis des Zipfels beginnen nun die durch wiederholte Theilungen bereits kleiner gewordenen Zellen vielfach eine Zusammenlagerung in Nestern (Fig. 2) zu zeigen, welche durch stärkere Bindegewebszüge von einander abgegrenzt sind. In

dem Centrum dieser Nester beginnt gewöhnlich sehr bald ein Hohlraum aufzutreten.

Jede einzelne Zelle ist zunächst noch von ihrer von Randzellen gebildeten Umhüllung umgeben. In der Folge theilt sie sich nun innerhalb dieser Umhüllung viele Male hinter einander, ohne dass sich die Tochterzellen ihrerseits mit einer solchen Haut umgeben; sämmtliche Zellen bleiben vielmehr innerhalb der Umhüllung der Mutterzelle liegen.

Auf diese Weise entstehen durch immer wiederholte Theilung schliesslich Cysten (Fig. 3) (Spermatocysten von v. la Valette, in der Parthie b des vorderen Lappens gelegen), in deren Wand fünf bis sechs und mehr Zellschichten über einander gelagert sind.

Eine Anzahl solcher Spermatocysten sind zu einem dickwandigen Bläschen mit kleinem centralen Hohlraum (Fig. 3) zusammengelagert. Und aus lauter derartigen Bläschen, welche durch wenig Bindegewebe von einander getrennt sind, setzt sich die Parthie b des vorderen Lappens des Salamanderhodens zusammen. Es ist also nicht statthaft, hier von Kanälen zu sprechen, wie es die Autoren vielfach thun. In der That findet man niemals Bilder, welche man auf Längsschnitte von Kanälen beziehen könnte.

Sämmtliche Abkömmlinge einer Mutterzelle, welche innerhalb einer Cyste zusammenliegen, wurden von v. la Valette ursprünglich (49) als Spermatocyten bezeichnet. Da diese Benennung aber heutzutage allgemein erst auf die Samenzellen vom Stadium der Wachsthumsperiode an Anwendung findet, werden wir die Zellen der Spermatocyste in diesem Stadium zunächst noch als Spermatogonien bezeichnen müssen und zwar will ich sie gegenüber den grossen Zellen, welche in dem Zipfel enthalten sind, „kleine" Spermatogonien [1]) nennen.

In der That sind sie der Hauptsache nach nur durch ihre geringere Grösse von den in dem Zipfel enthaltenen grossen

---

1) Als „Spermatogonien mittlerer Grösse" bezeichne ich im folgenden solche Zellen, welche eben vor dem Eintritt in die Cystenbildung stehen, und die Zellen von Cysten, welche nicht mehr als zwei bis drei Zellenlagen überein ander enthalten.

Zellen zu unterscheiden, gleichen ihnen aber durchaus z. B. mit Bezug auf das Aussehen der Kerne.

Auch die chromatischen Figuren der Mitose dieser kleinen Zellen unterscheiden sich nicht von denjenigen der grossen. Die Theilung derselben erfolgt nicht, wie es Flemming angenommen hatte, auf dem Wege der homöotypischen Mitose; die Schleifenzahl beträgt vielmehr hier wie in den grossen Spermatogonien schon 24 vor Eintritt der Längsspaltung.

Auf diese Periode folgt ein Ruhestadium, der Wachsthumsperiode O. Hertwig's entsprechend, während dessen die Zellen mehr oder minder stark heranwachsen, und unten zu beschreibende Veränderungen in der Kernstructur, welche bei diesem Object bisher noch keine Beschreibung gefunden haben, vor sich gehen.

Die Zellen treten darauf unter Vorbereitungen zur Mitose in die Reifungsperiode ein. Es folgen weiterhin (im Abschnitt c des vorderen Lappens) die Reifungstheilungen selbst, von denen ich zwei Generationen annehme, von denen die erste sich heterotypisch, die zweite sich homöotypisch theilt, so dass sich also jede Form der Mitose mit einer Reifungstheilung deckt.

Für meine Ansicht, dass nur zwei Generationen von Zellen vorliegen, kann ich mich zunächst auf die analogen Verhältnisse anderer Thiere berufen. Ueberall in der Spermatogenese Wirbelloser treten, wie wir in neuerer Zeit erfahren haben, nach Ablauf der Ruheperiode zwei Reifungstheilungen auf; ebenso nach Moore (34) bei Elasmobranchiern. Es wäre sonderbar, wenn der Salamander nach dieser Richtung hin eine Ausnahme bilden sollte.

Dies Verhalten bei anderen Thieren war zur Zeit von Flemming's Arbeit (13, 1887) noch nicht bekannt; und er hat hauptsächlich aus der verschiedenen Grösse der Zellgenerationen geschlossen, dass es drei solche Generationen gäbe. Diese Grössenunterschiede bestehen ohne Zweifel; aber sie sind doch in dem Grade schwankend, dass man jenen Schluss nicht aus ihnen zu ziehen braucht; sie gestatten vielmehr, soviel ich finde und wie es auch Flemming anerkennt, völlig die Annahme, dass auch hier nur zwei Generationen auftreten.

Dass zunächst die sich heterotypisch theilenden Zellen verschiedene Grösse haben, wie Flemming beschreibt, ist gewiss

richtig; aber diese Grössenverschiedenheit erklärt sich ungezwungen daraus, dass die Zellen während der Ruheperiode verschieden stark heranwachsen. Die Zellen der letzten Generation der kleinen Spermatogonien messen im Durchschnitt ca. 20 μ. Während der Wachsthumsperiode und der Vorbereitung zur ersten Reifungstheilung nehmen sie so stark an Grösse zu, dass sie im Stadium des engen Knäuels meistens bereits einen Durchmesser von 28—30 μ haben. Jedoch wird dieses Maass nicht immer erreicht, wenn auch kleinere Knäuelformen der heterotypen Form nach meinen Beobachtungen selten sind. Dagegen kommen Cysten mit grösseren Zellen häufig vor. Der Zellendurchmesser kann in dem genannten Stadium bis zu 38—40 μ betragen.

Dass letzteres Grössenstadium aber nicht stets durchlaufen wird, ist andererseits sicher. Dazu beobachtet man diese grossen Zellen einmal nicht häufig genug; sodann kann man schon Anfang oder Mitte Juli Cysten finden, in welchen enge und lockere Knäuel und die daran sich anschliessenden Tonnenformen vereinigt sind, welche sämmtlich Mittelgrösse aufweisen. Da es sich um Hoden aus dem Anfang der Periode der Zelltheilungen handelt, erscheint es ziemlich ausgeschlossen, dass hier schon eine erste grössere Generation heterotypisch sich theilender Zellen vorhergegangen sein sollte.

Andererseits können auch die Zellen nach Ablauf des Ruhestadiums in Mitose treten, noch bevor sie das Durchschnittsmaass von circa 30 μ erreicht haben; jedoch kommt letzteres, wie schon gesagt, nach meinen Beobachtungen nur selten vor.

Jedenfalls ergiebt sich aus dem Gesagten, dass es nicht gerechtferigt ist, allein auf Grund der verschiedenen Grösse verschiedene Generationen heterotypisch sich theilender Zellen anzunehmen.

Je nachdem nun aber die Zellen der ersten Reifungstheilung verschieden gross sind, werden es auch die der II. sein; daher erklärt sich denn weiterhin die Annahme Flemming's, dass homöotype Theilungen in zwei Generationen (II. und III.) auftreten.

Nach Flemming kommt diese letztere Theilungsform übrigens, wenn auch nur ausnahmsweise, schon in der ersten Generation vor. Diese Angabe rührt aber daher, dass Flemming homöotype Theilungen mit heterotypischen in einer Cyste zu-

sammen beobachtete, und dass er weiterhin annahm, dass sämmtliche Zellen einer Cyste stets ein und derselben Generation angehören. Von dieser im allgemeinen zutreffenden Regel gibt es jedoch Ausnahmen und zwar ebenda, wo man heterotype und homöotype Theilungen in einer Cyste nebeneinander findet. In diesen Fällen wird man nämlich stets die Formen der homöotypen Theilung kleiner finden als die entsprechenden Stadien der heterotypen Theilung. Allein schon dadurch wird es wahrscheinlich, dass diejenigen Zellen, welche sich homöotypisch theilen, Tochterzellen der heterotypen Form sind. Auch kann man zuweilen sämmtliche auf einander folgende Stadien, Tonnen- und Tochterspireme der heterotypen Form, Mutterspireme und folgende Stadien der homöotypen Theilung in einer Cyste nebeneinander antreffen.

Nach alledem scheint mir kein Grund gegen die Annahme zu bestehen, dass es bei Salamandra nur zwei Reifungstheilungen giebt, mit welcher zugleich die Homologie mit dem Verhalten bei Wirbellosen und bei Elasmobranchiern (s. oben) in erfreulicher Weise hergestellt wird.

Auf Grund meiner Darstellung muss ich auch mit der bereits referirten Meinung vom Rath's in Widerspruch treten, nach welcher ausser den drei von Flemming angenommenen Generationen noch eine vierte und im unmittelbaren Anschluss an diese noch zwei weitere Generationen auftreten sollen. Die Irrthümlichkeit dieser Annahmen werde ich weiter unten bei Besprechung der „Vierergruppen" erweisen.

Nach der zweiten homöotypisch verlaufenden Reifungstheilung machen nun die „Spermatiden" diejenigen histologischen Veränderungen durch, durch welche sie in Spermatozoen übergeführt werden. Und zwar machen sie sie innerhalb der Spermatocysten durch; von diesen findet sich eine Anzahl in einer von Bindegewebe umgebenen Kapsel vereinigt, welche letztere aus einem ursprünglichen, dickwandigen Bläschen, wie in Fig. 3, hervorgegangen ist, indem der centrale Hohlraum desselben in Folge des Wachsthums der Zellen allmählich, meist schon während der Wachsthumsperiode, verstrichen ist. In welcher Weise diese (zunächst geschlossenen) Kapseln schliesslich mit den Ausführungsgängen des Hodens in Verbindung treten, muss einer speciellen Untersuchung vorbehalten bleiben.

Im folgenden will ich nun nacheinander die verschiedenen Generationen der Samenzellen und ihre Veränderungen im Lauf der Entwicklung im einzelnen besprechen.

II. Die Vermehrungsperiode.

1. Die Spermatogonien im Zustand der Ruhe.

a) Grosse Spermatogonien.

Die grossen Formen der Spermatogonien, welche hauptsächlich in dem vorderen dünnen Zipfel des Hodens enthalten sind, haben mir bereits wiederholt als Gegenstand cellularer Untersuchungen gedient.

Was die Structur ihrer Kerne anlangt, so war ich über diesen Punkt bei früherer Gelegenheit nicht völlig ins Klare gekommen. Ich habe damals das Aussehen der Kernstructur beschrieben, so wie sie sich in den Zellen des Zipfels bei Fixirung mit stark osmiumsäurehaltigem Flemming'schen oder Hermann'schen Gemisch präsentirt, dabei aber bemerkt, dass ich es „bis auf weiteres dahin gestellt sein lassen wolle, ob die bei dieser Behandlung sichtbar gemachten Structuren den natürlichen Verhältnissen völlig entsprechen".

Nach meiner damaligen Beschreibung besteht die Kernstructur aus mehrfachen Chromatinbrocken, die in keinem Zusammenhang miteinander stehen, einem oder mehreren grossen, gewöhnlich von einem hellen Hof umgebenen Nucleolen und im übrigen aus einer diffus färbbaren Substanz von gleichmässigem oder mehr oder weniger fein granulirtem Aussehen, welche letztere ich damals für Linin hielt, „welches die Hauptmasse des Kerns auszumachen scheint".

Auf Grund sofort mitzutheilender Beobachtungen und nachdem über die Wirkung der Chromosmiumessigsäure auf Zellkerne eine Discussion zwischen Flemming (16) und Rawitz (45) stattgefunden hat, möchte ich jetzt diese gleichmässig feinkörnige Beschaffenheit der Kerngrundsubstanz auf Ausfällungen im Kernsaft zurückführen, durch welche das eigentliche Liningerüst verdeckt und unsichtbar gemacht wird.

Derartige Ausfällungen entstehen, wie Flemming (zuletzt in 16) ausgeführt hat, in Folge der Wirkung der Osmiumsäure in den Zellen der peripheren Parthien des Hodens. Die Kerne der Spermatogonien, welche in dem dünnen Zipfel enthalten sind, sind dieser Osmiumwirkung besonders ausgesetzt: sie scheinen

übrigens für derartige Ausfällungen besonders disponirt zu sein, da sie dieselben auch bei Anwendung anderer Fixirungsmittel, wie Chromessigsäure, Sublimat, Sublimatessig, Zenker'sche Lösung zeigen.

Wesentlich andere Bilder der Kernstructur bieten aber (nach Fixirung mit Flemming'schem oder Hermann'schem Gemisch) solche grosse Spermatogonien dar, welche man in den centralen Parthien der grossen Lappen im Bindegewebe zwischen den Spermatocysten vereinzelt antrifft.

In diesen Zellen (Fig. 4) zeigen die Kerne, deren Structur den natürlichen Verhältnissen, wie ich glauben möchte, mehr entspricht, mehrfache Chromatinbrocken und von ihnen ausgehend Lininfäden, welche die Chromatinbrocken unter einander in Zusammenhang setzen, während der übrige Kerninhalt hell aussieht. In den Kernen, die ich früher (30) und hier in Fig. 5 abgebildet habe, ist das Lininnetzwerk und z. Th. wohl auch das Chromatin durch Niederschläge im Kernsaft verdeckt; diese Niederschläge sind es, welche den Kernen das feingranulirte bez. gleichmässig diffuse Aussehen geben.

Was die Structur der Sphäre in den grossen Spermatogonien anlangt, so kann ich meine frühern Angaben der Hauptsache nach nur wiederholen.

Darnach besitzen die Sphären eine deutliche (zuweilen durchbrochen aussehende) Umhüllungsmembran; im übrigen sehen sie entweder homogen aus oder lassen zwei Zonen, eine innere und eine äussere, erkennen, welche ich damals den von van Beneden (3) bei Ascaris beschriebenen Zonen an die Seite gesetzt habe[1]. Bezüglich genauerer Angaben erlaube ich mir auf 30, pag. 120 u. folg., zu verweisen.

An dieser Stelle gebe ich zwei neue Abbildungen. Die eine, Fig. 4, zeigt eine Sphäre mit deutlicher Aussenmembran, aber ohne Trennung in zwei Zonen. Das Sphäreninnere sieht aber nicht homogen aus, sondern lässt eine körnig-fädige Beschaffenheit erkennen, wie ich es in letzter Zeit häufig gefunden habe. Die Centralkörper sind scharf durch Eisenhämatoxylin dargestellt.

Die andere Abbildung, Fig. 5, betrifft eine grosse zweikernige Zelle mit grosser Sphäre, welche letztere eine deutliche

---

1) Die Richtigkeit dieses Vergleiches ist mir neuerdings aus verschiedenen Gründen sehr zweifelhaft geworden.

Innenzone zeigt, die von ziemlich voluminösen, z. Th. unscharf abgesetzten Körnern gebildet wird. Die umgebende Aussenzone ist nicht, wie ich sie früher (30) stets gesehen und beschrieben habe, homogen, sondern besitzt gleichfalls eine körnige Beschaffenheit. Centralkörper sind nicht zu erkennen.

Rawitz (44) hat der von mir gegebenen Beschreibung der Sphäre in mehreren Punkten widersprochen; jedoch erklärt sich der grösste Theil der von ihm konstatirten Differenzen daraus, dass Rawitz bei seiner Untersuchung die Ruhestadien der Spermatocyten vor sich gehabt hat, während meiner Darstellung die grossen Spermatogonien zu Grunde lagen, wie ich nicht glaube im Zweifel gelassen zu haben.

Drüner (11) giebt von der Sphäre der letzteren Zellen eine Beschreibung, die sich offenbar an M. Heidenhain's Darstellung der Leucocytensphäre (21) anlehnt. Drüner konnte in einzelnen Fällen die die Sphäre umgebende Strahlung bis an die Centralkörper verfolgen; die „Sphärenhülle", welche gewöhnlich als Membran imponirt, liess sich in ein concentrisches Microsomenstratum (M. Heidenhain) auflösen.

Zwei Abbildungen, die vom Rath in seiner letzten Arbeit gegeben hat (43, Fig. 35 u. 38), zeigen ebenfalls die Sphärenmembran als concentrisches Microsomenstratum und innerhalb derselben eine schön strahlige Anordnung um einen innern das Centrosom umgebenden Theil.

Gegenüber diesen Abbildungen Drüner's und vom Rath's stelle ich fest, dass ich innerhalb der Sphären ruhender Spermatogonien eine radiäre Anordnung niemals beobachtet habe; nach meinen Präparaten muss ich vielmehr das Vorkommen der letzteren überhaupt bezweifeln und die Abbildungen Drüner's und vom Rath's, welche einen strahligen Bau des Sphäreninnern zeigen, für schematisirt halten.

Hinsichtlich der von mir früher beschriebenen Metamorphose der Sphäre halte ich gleichfalls die gegebene Darstellung gegenüber abweichenden Angaben von Nicolas (35), vom Rath (43) und van der Stricht (48) in allen Punkten aufrecht. Ich könnte jetzt bessere Abbildungen beibringen, als es mir damals möglich war; jedoch will ich, ehe ich an eine neue Darstellung gehe, versuchen, über das Verhalten der Centralkörper bei diesem Vorgang Klarheit zu bekommen.

In meiner ersten Mittheilung (28) beschrieb ich, dass in den Zellen mit polymorphen Kernen sich ein scharf contourirter heller Körper, welcher unzweifelhaft eine intacte Sphäre ist, nicht findet,

sondern statt dessen eine dunkle körnige Masse, welche den Kern ganz oder theilweise umlagert. Ich beobachtete im Frühjahr, wo die Kernpolymorphie zurückgeht, eine Konsolidirung dieser Körnermassen zu einer Sphäre und nahm umgekehrt an, dass sie aus dieser bei Eintritt der Kernpolymorphie hervorgegangen seien.

Dieser Beschreibung, die von Benda (4) (und neuerdings auch von Henneguy (23)) bestätigt wurde, traten Nicolas (35) und vom Rath (42) entgegen, indem sie angaben, in den Zellen mit polymorphen Kernen neben dem Körnerkranz eine intacte Sphäre aufgefunden zu haben. Die von mir beschriebenen Körnermassen erklärte Nicolas für Ernährungsmaterial der Zelle, während vom Rath sie für Degenerationsprodukte hielt.

Ich habe darauf in einer folgenden Arbeit (30) die Entstehung der Körnermassen aus der Sphäre durch Fragmentation der letzteren genau verfolgt und die Unterschiede der Sphäre in den Zellen mit rundem Kern gegenüber einem Körper, welcher in Zellen mit polymorphem Kern neben dem Körnerkranz zu finden ist, eingehend dargelegt. Letzteren Körper haben Nicolas und vom Rath für identisch mit der Sphäre in Zellen mit rundem Kern gehalten; bezüglich der sehr erheblichen Unterschiede beider Gebilde erlaube ich mir auf 30 (pag. 32—33) zu verweisen.

vom Rath will nun in einer neuesten Publikation (43) zwar einerseits nicht bestreiten, „dass die Bilder, welche Meves von seiner Sphärenmetamorphose gegeben hat, richtig sind“, wenn er auch bezweifelt, dass sie in der richtigen Reihenfolge gruppirt seien. Trotzdem tritt er von neuem mit der Behauptung auf, es könne nicht der geringste Zweifel darüber sein, dass die Körper, welche sich neben den polymorphen Kernen mit Körnerhaufen finden, identisch seien mit jenen bei runden Kernen; und die Sphärennatur derselben könne gar nicht bestritten werden.

Diese wiederholte Behauptung vom Rath's wird nun dadurch verständlich, dass vom Rath, der in seiner ersten Arbeit (42) eine gut konservirte Sphäre in einer Spermatogonie mit rundem Kern anscheinend überhaupt nicht zu Gesicht bekommen hat, auch in einer zweiten Publikation (43) noch nicht zu einer richtigen Auffassung der Sphären gelangt ist. Unter den Figuren der Tafel VIII und IX seiner ersten Arbeit (42), soweit sie Spermatogonien des erwachsenen Salamanders oder Zellen aus der Genitalanlage von Larven betreffen, kann ich mit einer Aus-

nahme überhaupt keine Abbildung finden, in welcher ich nach meiner Kenntniss dieser Gebilde eine Sphäre wiederzuerkennen vermöchte; die Ausnahme betrifft das Band, welches in Fig. 10 Taf. VIII abgebildet ist, und welches nach vom Rath eine Bestätigung der von mir als Amitose beschriebenen Kerneinschnürung mit Ringform der Sphäre darstellt. Die Figg. 38 u. 35 Taf. III der letzten Arbeit (43) vom Rath's aber, welchen offenbar Sphären zu Grunde liegen, sind einmal, wie schon gesagt, stark schematisirt; ausserdem aber unrichtig aufgefasst, indem nur ein innerer das Centrosom umgebender Theil, von welchem bei vom Rath nach allen Seiten Strahlen ausgehen (meiner Innenzone entsprechend) als Sphäre (vergl. die Figurenbezeichnung) gedeutet wird; die Umhüllungsmembran dagegen wird als concentrisches Microsomenstratum bezeichnet und mitsammt derjenigen Zone, welche zwischen dem „Microsomenstratum" und dem mit *sph* bezeichneten Innenkörper liegt (meiner „Aussenzone"), der Zellsubstanz zugerechnet. Nur auf diese Weise vermag vom Rath eine Identität zwischen der intacten Sphäre und dem Körper, welcher sich in Zellen mit polymorphem Kern neben dem Körnerkranz findet, herauszubekommen; ich bitte hierfür seine Fig. 38 mit seiner Fig. 34 und 41 zu vergleichen.

Selbst unter der Voraussetzung aber, dass die Sphäre der Spermatogonien, wie die M. Heidenhain'sche Leucocytensphäre gebaut sein sollte, nach deren Vorbild vom Rath seine Abbildungen 38 und 35 meiner Ansicht nach schematisirt hat, so kann doch nicht der allergeringste Zweifel obwalten darüber, dass man den ganzen von dem „Microsomenstratum" vom Rath's umgebenen Körper als Sphäre auffassen müsste; dann aber erkennt man auch an den vom Rath'schen Abbildungen sofort, dass der Körper in den Zellen mit polymorphem Kern und Körnerkranz nicht mit den Sphären der Figg. 38 und 35 vom Rath's identisch ist.

Ob dieser Körper überhaupt etwas mit der Sphäre zu thun hat, erscheint mir wenigstens sehr fraglich[1]; jedoch habe ich die Möglichkeit offen gelassen und sogar (30, pag. 133) Beob-

---

1) Der Beschreibung vom Raths's, nach welcher Centralkörper in ihm nachzuweisen sind, vermag ich einstweilen keinen Glauben zu schenken.

achtungen beschrieben, nach denen es scheint, dass ein gleicher oder ähnlicher Körper am Aufbau der sich reconstituirenden Sphäre theilnehmen kann. Dadurch wird jedoch die Richtigkeit meiner Behauptung, dass dieser Körper von der Sphäre in den Zellen mit rundem Kern gänzlich verschieden ist, nicht im geringsten beeinträchtigt.

Van der Stricht (48) konnte die von mir bei Salamandra maculosa beschriebene Fragmentation der Sphäre bei Salamandra atra zwar nicht auffinden, stimmt jedoch wenigstens darin mit mir überein, dass bei Eintritt der Kernpolymorphie Veränderungen mit der Sphäre vor sich gehen. In den Zellen mit rundem Kern beschreibt er das Vorhandensein einer besonderen körnigen Zone um die Sphäre, welche sich bei Eintritt der Kernpolymorphie verbreitert und um den Kern ausbreitet, während die Sphäre zugleich voluminöser, kompakter und beinahe homogen wird.

Van der Stricht betrachtet offenbar in Zellen mit polymorphem Kern und Körnerkranz denselben Körper als Sphäre, welchen auch Nicolas und vom Rath dafür angesehen haben; jedoch giebt er gegenüber vom Rath wenigstens zu, dass der fragliche Körper ein ganz anderes Aussehen hat als die Sphäre in den Zellen mit rundem Kern.

Was im Uebrigen die von van der Stricht gegebene Darstellung der Sphärenmetamorphose anlangt, so ist dieselbe, vorausgesetzt, dass nicht bei Salamandra atra besondere Verhältnisse vorliegen, schon deshalb unzutreffend, weil bei Salamandra maculosa von der regelmässigen Existenz einer besonderen körnigen Zone um die Sphäre nicht die Rede sein kann; dass, wenn auch nur selten, Körnermassen in der Umgebung der Sphäre vorkommen, darauf habe ich schon in 28 und 30 hingewiesen.

b) Kleine Spermatogonien.

Die Kerne der kleinen Spermatogonien (Fig. 31—35) sind anscheinend chromatinreicher, aber im übrigen ebenso gebaut, wie diejenigen der grossen. Ihre Form ist niemals polymorph, sondern stets rund.

Wie bei den grossen Spermatogonien, so bieten auch in diesen kleinen Zellen die Sphären je nach der Jahreszeit einen Wechsel in ihrer Erscheinung, wenn auch in anderer Weise als in diesen, dar.

Stellt man sich die Aufgabe, an einem Sommerhoden (Juni, Juli) die Sphäre durch die aufeinanderfolgenden Generationen der Spermatogonien zu verfolgen, so beobachtet man, dass sie, je mehr man sich den kleinsten Formen nähert, um so undeutlicher abgegrenzt erscheint. Bald nach dem Beginn der Cystenbildung fängt der für die Sphären der grossen Zellen so charakteristische scharfe Randcontour an unbestimmt zu werden (Fig 31).

In den kleineren und kleinsten Spermatogonien (Fig. 33—35) sind die Centralkörper nur von einer etwas dichtern Substanz umgeben; bei diesen Zellen ist es kaum noch möglich, von einer Sphäre zu sprechen.

Untersucht man dagegen einen Winterhoden, so findet man hier in den kleineren und kleinsten Spermatogonien (Fig. 32) wohl konsolidirte und gegen die umgebende Zellensubstanz deutlich abgesetzte Sphären.

Das Verhalten der Sphären in den kleinen Zellen ist also zeitlich in gewisser Weise demjenigen in den grossen entgegengesetzt. In letzteren beobachtet man der Hauptsache nach nur während der Sommermonate konsolidirte Sphären; während der übrigen Jahreszeit sind sie deconstituirt.

In den kleinen Spermatogonien dagegen findet sich während des Sommers in der Umgebung der Centralkörper nur eine dichtere Anhäufung von Substanz, aber keine deutlich abgegrenzte Sphäre; eine solche ist nur während der Wintermonate vorhanden.

Das Verhalten der Sphärensubstanz in den letzteren Zellen während des Sommers ist meiner Ansicht nach damit in Zusammenhang zu bringen, dass die Spermatogonien sich mit Eintritt dieser Jahreszeit von Beginn der Cystenbildung an viele Male schnell hintereinander theilen. Während der Kern nach einer jedesmaligen Mitose verhältnissmässig rasch zur Ruhe zurückkehrt, scheinen die Theilungsintervalle zu kurz zu sein, um eine Reconstitution der Sphäre, welche bei diesen kleinen Zellen [1]) eben nur langsam vor sich geht, zu Stande kommen zu lassen. Oder auch es soll die für den Wiederaufbau der

1) Bei den grossen Spermatogonien ist der scharfe Contour der Sphären meistens schon wieder ausgebildet, bevor noch das Chromatingerüst der Tochterkerne völlig zur Ruhe zurückgekehrt ist.

Sphäre nöthige Kraft gespart werden, da eine neue Mitose unmittelbar bevorsteht. Jedenfalls findet eine Reconstitution der Sphäre während des Sommers zwischen je zwei Theilungen nicht statt. Wenn dagegen die kleinen Spermatogonien, wie in den Winterhoden, lange im Ruhezustand verharren, hat die „specifische Substanz", welche die Sphäre ausmacht, Zeit, sich um die Centralkörper zu arrangiren; es bilden sich konsolidirte Sphären mit deutlicher Umhüllungsmembran aus. Ebenso entstehen, wie wir sehen werden, deutlich abgesetzte Sphären dann, wenn die kleinen Spermatogonien in das Ruhestadium der Spermatocyten übergehen.

Hinsichtlich des letzteren Punktes (verschiedenes Aussehen der Sphären in den Spermatogonien und Zellen der Wachsthumsperiode) sind ganz neuerdings auch Beobachtungen von Moore (34) bei Elasmobranchiern mitgetheilt worden. Moore findet, dass in den ruhenden Spermatogonien (cells of the first spermatogenetic period) die Centralkörper von einer einfachen Strahlung[1]), aber kaum von irgendwelcher archoplasmatischen Substanz umgeben sind. Beim Uebergang in die Wachsthumsperiode tritt dann eine deutliche Sphäre auf: „In the cytoplasm the conversion from the first to the second spermatogenetic period is marked by a gradual increase in the small dark zone about the centrosomes, until it eventually attains the dimensions of a veritable spermatic Nebenkern or archoplasm."

Die in den Fig. 33—35, auf welche ich oben bereits wiederholt verwiesen habe, abgebildeten Verbindungen der kleinen Spermatogonien unter einander will ich noch nicht hier, sondern erst im folgenden Kapitel im Anschluss an die Mitose besprechen.

2. Die Spermatogonien während der Theilung.

a) Prophasen und Metaphasen.

Da ich über das Verhalten des Chromatins während der Theilung neue Beobachtungen nicht mitzutheilen habe, beginne ich sofort mit der Sphäre. Letztere liegt in den ruhenden Zellen gewöhnlich in Kugelform frei neben dem Kern in der Zellsubstanz. In den Stadien des Spirems dagegen ist sie der Kernoberfläche angelagert (Fig. 6, 9); meistens schmiegt sie sich dieser dicht in Form einer Scheibe an, welche in der Seiten-

---

1) Davon ist allerdings in seiner Fig. 2 ebensowenig zu sehen wie in meinen Figg. 33—35.

ansicht und im optischen Querschnitt als ein Band erscheint (Fig. 6).

Die der Zellwand zugekehrte Seite der Sphäre ist mit dieser durch eine bis an die Zellperipherie reichende Strahlung verbunden, welche auf die Sphäre als ganzes gerichtet ist. Innerhalb der Sphäre liegen die beiden Centralkörper zunächst noch dicht neben einander.

Erst in einem nächsten Stadium beginnen sie innerhalb der Sphäre auseinander zu rücken. Die Konstatirung einer Spindel zwischen ihnen ist in den allerfrühsten Stadien sehr schwer und häufig nicht möglich; in andern Fällen erkennt man zwischen den Centralkörpern einen spindelförmigen lichten Raum (Fig. 6), an dessen Grenze gegen die umgebende Sphärensubstanz zwei äusserst feine Fädchen die Centralkörper untereinander verbinden.

Während die Centralkörper auseinander rücken, erhält sich die Sphärenmembran zunächst noch intact (Fig. 6). Die Strahlen der Zellsubstanz gehen auch jetzt noch nicht bis an die Centralkörper heran, sondern sind nur bis zur Peripherie der Sphäre verfolgbar. Dagegen sehe ich häufig innerhalb der letzteren von den Centralkörpern aus vereinzelte Radiärfasern an die Umhüllungsmembran herantreten.

In den grossen Spermatogonien tritt darauf zuerst an derjenigen Stelle, wo die Sphäre dem Kern anliegt, ein Schwund der Kernmembran ein (Fig. 9); gleichzeitig oder etwas später schwindet auch der scharfe Contour der Sphäre zuerst an der dem Kern zugewandten Seite. Gewöhnlich erst in einem folgenden Stadium wird er auch an der übrigen Peripherie der Sphäre unsichtbar; die Strahlung der Zellsubstanz tritt dann in directe Verbindung mit den Spindelpolen (Fig. 10).

Bei den Spermatogonien mittlerer Grösse (Fig. 7, 8), die noch nicht oder eben erst in Cystenbildung eingetreten sind, wird die Abgrenzung der ganzen Sphäre früher, noch vor dem Schwund der Kernmembran undeutlich; die Fasern der Zellsubstanz treten an die Centralkörper heran; die junge Spindel liegt schon früh in der Zellsubstanz.

In den Ruhestadien der kleinen Spermatogonien (Fig. 33 bis 35) des Sommers ist, wie ich oben beschrieben habe, eine abgegrenzte Sphäre überhaupt nicht vorhanden. Die Central-

körper finden sich inmitten einer dunklern Anhäufung, welche neben dem Kern gelegen ist. Im Anfang der Mitose wandern sie nun, indem sie durch eine Strahlung mit der Zellperipherie in Verbindung treten, auf den Kern zu, bis sie auf die Membran desselben stossen; zu gleicher Zeit beginnen sie sich von einander zu entfernen.

In den kleinen Spermatogonien und in denen mittlerer Grösse, von denen es leicht ist, sich eine grössere Anzahl von Anfangsstadien der Mitose zu Gesicht zu bringen, konstatire ich, dass die Längsaxe der jungen Spindel zum Kern im Beginn der Theilung die verschiedensten Lagen einnehmen kann (Fig. 6—8). Mit dem stärkeren Wachsthum scheint sie jedoch schliesslich meistens in eine zur Kernoberfläche tangentiale Lage zu gelangen.

Eine Darstellung der Zelltheilung der Spermatogonien des Salamanders ist kürzlich von Drüner (11) gegeben worden. In dieser Arbeit, welche die Mechanik der Mitose eingehend behandelt, wird zuerst ausführlich die wichtige Rolle erörtert, welche die Centralspindel in mechanischer Beziehung spielt.

Die Centralspindel hat nach Drüner die Bedeutung eines Stützorgans, indem sie die Pole gegen den Zug der Mantelfasern von einander abspannt; und zwar sind es in erster Linie die im Verlauf der Monasterentwicklung und von da bis zum Dyasterstadium sich vollziehenden Gestaltsveränderungen der Centralspindel, welche auf eine derartige Bedeutung schliessen lassen.

Ebenfalls den Polfasern kommt nach Drüner eine stützende Funktion zu; ihre Bedeutung beruht darin, dass sie durch ihr Wachsthum die Pole gegen die Zellmembran verschieben.

Hinsichtlich der Rolle der Centralspindel stimme ich mit Drüner der Hauptsache nach vollständig überein; nur darin kann ich ihm nicht beipflichten, wenn er sagt, dass sie schon von ihrem ersten Entstehen an die Aufgabe hat, welche er ihr zuschreibt, nämlich die Chromosomen gegen den Zug der Mantelfasern abzustemmen.

Für die behauptete Stemmwirkung der Polstrahlen hat Drüner allerdings selbst stichhaltige Beweise nicht beigebracht; was er als Beweis anführt, beruht auf unrichtiger Beobachtung (vgl. Flemming) (17). Jedoch sehe ich mich im Stande, bei Besprechung der Spermatocytentheilungen, deren Mechanik ich eingehend studirt habe, eine grössere Zahl neuer Thatsachen bei-

zubringen, die nur auf Grund einer solchen Stemmwirkung zu verstehen sind.

Im Einzelnen aber muss ich der von Drüner gegebenen Darstellung der Zelltheilung in mehr als einem Punkte, hier zunächst mit Bezug auf die Anfangsstadien der Mitose, entgegentreten.

Die Schilderung Drüner's bezieht sich auf kleinere Formen der Spermatogonien (sog. „spermatogonienähnliche Zellen" Drüner's), theils auf solche, welche noch nicht in die Cystenbildung eingetreten sind, theils auf die Zellen von Cysten, deren Wand nicht mehr als drei Zellenlagen übereinander enthält.

In diesen Zellen liegen nach Drüner die Centralkörper im Anfang der Mitose frei in der Zellsubstanz in einer erheblichen Entfernung von einander, umgeben von einer nach allen Seiten gleichmässig entwickelten Strahlung, deren Radien kleiner sind als die halbe Entfernung der beiden Centralkörper von einander und in diesen Stadien noch nicht die Zellperipherie erreichen; trotz der erheblichen Entfernung der Centralkörper von einander ist noch immer keine Spur einer Centralspindelanlage zu erkennen, wie sie bei den späteren von Hermann (24) untersuchten Generationen der Geschlechtszellen auftritt, in denen nach Drüner die Fasern der Centralspindel zuerst gebildet werden, noch bevor es zu einer allgemein nach allen Seiten gleichmässig entwickelten Strahlung[1]) kommt.

In einem nächsten Stadium kommt es dann unter diesen von den Centralkörpern abgehenden und nach allen Richtungen hin ganz gleichen[2]) Strahlen zur Differenzirung von Mantelfasern und Centralspindelfasern.

Die Centralspindel entsteht dadurch, dass zwei ursprünglich getrennte, je einem Pol angehörige Fasern im Winkel aufeinander treffen und sich mit einander in Bogenform vereinigen. Und zwar verlaufen sie nicht gestreckt, sondern nach der Kernseite stark gebogen. Ihr Verlauf folgt der Richtung, in welcher die Centralkörper ausweichen würden, wenn sie dem Zug der an die Chromosomen festgehefteten Fasern nachgäben.

Was nun zunächst die Centralspindel anlangt, so finde ich

---

1) Diese Angabe Drüner's ist unrichtig, wie man sich an meinen Abbildungen 52—54 von Spermatocyten, die in Mitose treten, schon hier überzeugen möge; in Fig. 52 liegt gewiss das jüngste Stadium einer Centralspindel (secundären Centrodesmose, M. Heidenhain) vor; es ist aber bereits um die Centralkörper eine mächtige bis an die Zellperipherie gehende Strahlung vorhanden.

2) Vergl. hierzu die Anmerkung 1) auf pag. 47.

im Gegensatz zu Drüner häufig trotz sehr geringer Entfernung der Centralkörper von einander bereits deutliche Spindeln (Figg. 6—9). Die Fasern derselben verlaufen in diesen ersten Stadien ziemlich gestreckt und fast symmetrisch zur Verbindungslinie beider Centralkörper, niemals aber in der Weise nach der Kernseite hin gebogen, wie Drüner (11) beschreibt und in seiner Fig. 10 abbildet.

Drüner sieht entsprechend seinen Beobachtungen eine Funktion der Centralspindel von ihrem ersten Entstehen an darin, dass sie die Pole gegen den Zug der Mantelfasern von einander abspannt. Meiner Ansicht nach wirkt dagegen die junge Centralspindel zunächst einzig auf eine Entfernung der beiden Centralkörper von einander; auf welche Weise die letzteren zuerst von einander weg bewegt werden, ist aus der Drüner'schen Darstellung nicht zu ersehen, worauf bereits Boveri (7) hingewiesen hat. Eine Stützung der Pole gegen den Zug der Mantelfasern leistet die junge Spindel erst in einem folgenden Stadium, in welchem sie gewöhnlich ihre Gestalt in der Weise ändert, dass sich (Flemming) die Spindelhälften mit ihren Basen schräg gegen den Kern wenden. Diese Gestalt hat (Drüner) in der einseitigen Belastung der Spindel, welche aber nun erst eingetreten ist, ihren Grund.

In dem Maasse, wie die Chromosomen um die Spindel herum gezogen werden, ändert sich dann ihre Form weiter so, dass schliesslich die Verbindungslinie der Centralkörper wieder zur Symmetrieaxe der Spindel wird.

Was weiterhin die Polstrahlung betrifft, so ist dieselbe nach Drüner im Beginn der Mitose schwach ausgebildet und erreicht nach ihm erst die Membran, nachdem die Centralspindel sehr stark, nach Drüner's Figuren beinahe bis auf ihre Länge im Mutterstern, herangewachsen ist; von da an nehmen ihre Fasern nach seiner Schilderung weiter, bis das Stadium des Muttersterns erreicht ist, kontinuirlich an Länge zu.

Diese Angaben Drüner's, auf welchen seine Ansicht von der stemmenden Funktion der Polfasern beruht, sind bereits von Flemming (17) als unrichtig kritisirt worden. Ich begnüge mich an dieser Stelle mit einem Hinweis auf meine Figg. 6—10, welche zeigen, dass die Polstrahlung von vornherein mit der Zellperipherie in Verbindung steht, und dass ihre Fasern in den

Stadien der Figg. 9 u. 10 zum Theil mindestens ebenso lang, zum Theil sogar länger als im Stadium des Muttersterns bezw. der Metakinese (Fig. 11) sind.

Nichts desto weniger stimme ich theoretisch mit Drüner darin überein, dass ich den Polfasern, auf bestimmten Stadien der Mitose wenigstens, eine stemmende Funktion zuschreibe; gerade für diejenigen Stadien allerdings, für welche Drüner sie behauptet hat, kann ich sie am wenigsten erweisen. Die ausführliche Erörterung über diesen Gegenstand will ich bis auf die Besprechung der Spermatocytentheilungen verschieben.

Hinsichtlich der nächstfolgenden Stadien der Mitose der Spermatogonien beschränke ich mich darauf, von dem Stadium der Metakinese (Fig. 11) eine Abbildung zu geben, um die Entwicklung der Spindel in diesem Stadium zu zeigen, und fahre dann mit einer Besprechung der Ana- und Telophasen fort.

b) Anaphasen und Telophasen.

α) Grosse Spermatogonien.

Nachdem die Trennung der Chromosomen vollendet ist, folgt (Drüner) eine Geradestreckung der Centralspindelfasern, welche vom Stadium des beginnenden Monasters an bis zu dem der Metakinese eine immer stärkere Biegung angenommen haben; dann beginnt nach Drüner (11) eine regressive Entwicklung des gesammten Strahlensystems.

Dieser letztere Satz ist, wie sich uns bei der Untersuchung hier zunächst der Spermatogonien, später auch der Spermatocyten des Salamanderhodens ergeben wird, in mehr als einer Hinsicht unzutreffend.

Das Wachsthum der Centralspindelfasern hat mit der Trennung der Chromosomen noch keineswegs ihr Ende erreicht. Im Gegentheil, die Fasern nehmen noch weiterhin (Figg. 11—13) erheblich an Länge zu und zwar in den grossen Spermatogonien so stark, dass sie schliesslich mehr als das doppelte derjenigen Länge, welche sie im Stadium der Metakinese (Fig. 11) hatten, erreichen. Schliesslich ist das gesammte Fadenwerk der Zellsubstanz zum Aufbau der Spindel herangezogen. In Folge dieses starken Wachsthums der Spindelfasern, welche als Stützen

(Drüner) wirken, entfernen sich die Pole mehr und mehr von einander.

Die ganze Zelle streckt sich in die Länge, jedoch nicht in demselben Maasse, wie die Spindelfasern wachsen, sodass diese schliesslich einen stark geschlängelten Verlauf zwischen den Polen annehmen. In der Fig. 12 biegen sie, sobald sie auf die aequatoriale Kernseite gelangt sind, stark, grösstentheils fast rechtwinklig, von der Spindelachse ab, um schliesslich, nachdem sie in die Nähe der Zellperipherie gekommen sind, in einen zur Spindelachse ungefähr parallelen Verlauf überzugehen.

Dass die Pole nach dem Stadium des Muttersterns noch wandern, ist zuerst von Boveri (6) bei Ascaris beobachtet worden; neuerdings auch von M. Heidenhain (21) bei Leucocyten. M. Heidenhain nimmt zur Erklärung dieser Wanderung der Pole eine Verkürzung der Polfäden an; „beim Leucocyten", sagt er, „stehen schliesslich die beiden Pole so stark excentrisch, dass nothwendig eine besondere Erregung, ein physiologischer Kontractionszustand der den cônes antipodes van Beneden's entsprechenden Polradien angenommen werden muss, um diese Erscheinung ursächlich zu erklären."

Für das vorliegende Object scheint es mir näherliegend, hierfür wie für die in den Anaphasen besonders bemerkbar werdende Längsstreckung der Zelle in allererster Linie die Verhältnisse der Centralspindel verantwortlich zu machen.

Und zwar kann man bei der Wanderung der Pole, welche nach der erfolgten Trennung der Chromosomen erfolgt, bei den grossen Spermatogonien ebenso wie bei den Spermatocyten, bei welchen die Verhältnisse ungefähr die gleichen sind, zwei Wegstrecken unterscheiden: eine Anfangsstrecke, welche dadurch zurückgelegt wird, dass (Drüner) die gespannten Fasern nach oder mit der Trennung der Chromosomen sich gerade strecken; diese Streckung zeigen die Spindelfasern der Fig. 58 der heterotypischen Theilung im Vergleich mit Fig. 57; und eine zweite Strecke, welche durch ein weiteres Wachsthum der Centralspindelfasern zurückgelegt wird. Gegen den Schluss dieser zweiten Wegstrecke beginnen die Fasern sich besonders in den grossen Spermatogonien wieder stark zu biegen, weil die Zellmembran ihrem sehr beträchtlichen Längenwachsthum Widerstände entgegensetzt.

Mit den Polen werden die Chromosomen, welche mit den Centralkörpern durch die kontrahirten Mantelfasern in Verbindung stehen, zunächst durch Zug peripherwärts bewegt; später, nachdem die Kernmembran sich gebildet hat (wobei es regelmässig zur Bildung von Ringkernen kommt), wird durch die Faserkegel der Centralspindel ein Druck vom Aequator aus auf die Tochterkerne ausgeübt.

Die in den grossen Spermatogonien besonders mächtige Entwicklung der Spindelfasern nach dem Stadium der Metakinese hat auch auf die Gestaltung der Tochterkerne Einfluss. Bei den meisten Objecten sind, soweit mir bekannt ist, die Chromosomen im Dyasterstadium mit ihrer Längsaxe annähernd parallel zur Spindelaxe gestellt; in den vorliegenden Zellen aber bilden sie mit dieser in den Stadien des Doppelsternes regelmässig einen Winkel; zuweilen stehen sie sogar senkrecht zur Spindelaxe. Diese Lagerung rührt offenbar daher, dass die Schleifenden durch die Faserkegel von der Spindelaxe abgedrängt werden, während die Schleifenwinkel noch durch die kontrahirten Mantelfasern mit dem Pol in Verbindung stehen.

Aus dieser Lagerung der Chromosomen zur Spindelaxe resultirt auch die oft stark abgeplattete oder convex-concave Gestalt der Tochterkerne; die letztere Form, bei welcher die Concavität des Kernes dem Aequator zugekehrt ist, ist bereits frühern Untersuchern (Bellonci (1), Moore (33)) aufgefallen.

In einem folgenden Stadium beginnt die Zelltheilung mit dem Auftreten einer Ringfurche. Ein Zwischenkörperchen ist in den grossen Spermatogonien entweder überhaupt nicht nachweisbar oder von einer im Verhältniss zur Zellengrösse ausserordentlichen Kleinheit (Fig. 14). Meistens laufen nur wenige Fasern in ihm zusammen, während die übrigen von der aequatorialen Seite des Tochterkerns aus in radiärer Richtung auseinandergehen.

Gewöhnlich noch während des Verlaufs der Zelleinschnürung geben die Spindelpole und Tochterkerne ihre stark periphere Stellung auf und nähern sich wieder mehr der Zellmitte (Fig. 14). Dies wird dadurch ermöglicht, dass eine Kontraction der Centralspindelfasern eintritt, welche vor Vollendung der Zelleinschnürung direkt, nach Beendigung derselben aber theils durch das Zwischen-

körperchen zusammenhängen, theils, wie ich mir vorstelle, eine Insertion an der neugebildeten Zellwand gewonnen haben.

Durch den Zug der sich kontrahirenden Spindelfasern werden die Centralkörper, welche mit diesen noch immer in Verbindung sind, aequatorialwärts bewegt; die Kerne, welche vorher in gedrängter Lage waren, folgen dorthin, wo Platz entsteht.

Dass eine Kontraction der Spindelfasern thatsächlich eingetreten ist, erkennt man unter anderm aus dem mehr gestreckten Verlauf derselben. Sodann hat sich um die Centralkörper Substanz angesammelt, welche augenscheinlich noch nicht so dicht wie diejenige der völlig rekonstituirten Sphäre und gewöhnlich durch einen Körnerkranz gegen die umgebende Zellsubstanz abgegrenzt ist.

Die Kontraction der Centralspindelfasern ist aber meiner Ansicht nach nicht das einzige Moment, durch welches die aequatorialwärts gerichtete Bewegung der Centralkörper bedingt wird.

In den Figuren 14, 17 sieht man, dass die Centralkörper bezw. die im Beginn der Rekonstitution stehenden Sphären durch eine starke Polstrahlung mit der Zellperipherie in Verbindung stehen. Mit Bezug auf diese Strahlung fragt es sich zunächst, ob ihre Fasern identisch sind mit denjenigen, welche im Stadium des Muttersterns von den Polen ausgingen; es wäre denkbar, dass diese letzteren nach einem vorübergehenden Kontractionszustand jetzt wieder gedehnt werden.

Nach meiner Ansicht kann es jedoch keinem Zweifel unterliegen, dass es sich hier um eine Neubildung handelt. In den letzten Stadien des Dyasters der grossen Spermatogonien ist für so starke Polstrahlungen, wie man sie in den folgenden Telophasen antreffen kann, auch in kontrahirtem Zustand kein Raum vorhanden. Man vergleiche ausserdem die Massenverhältnisse zwischen den nach Abschluss der Mitose restirenden Centralspindelfasern und der Polstrahlung, wie sie sich in den Figg. 25, 26 zeigen; man erkennt, dass die letztere sich offenbar auf Kosten der Spindelfasern aufgebaut hat. Bei den mittleren und kleinen Formen der Spermatogonien (Figg. 25, 26, 36, 37) ist ferner die Polstrahlung der Telophasen, wie wir sehen werden, ihrem Verlauf nach gänzlich von derjenigen, welche im Monasterstadium von den Polen ausgeht, verschieden. In den Sperma-

tocyten schliesslich schwindet, wie ich vorausschicken will, die Polstrahlung in den Anaphasen überhaupt vollständig, um in den Telophasen von neuem aufzutreten.

Nach alledem muss ich auch für die Polstrahlung der Figg. 14, 17 annehmen, dass es sich hier gegenüber dem Stadium der Figg. 12, 13 um eine Neubildung handelt. Es fragt sich nun weiter, welches die Bedeutung dieser Strahlung ist. Durch Kontraction können ihre Fasern nicht wirken, weil sich Centralkörper und Sphären mehr und mehr von der Zellperipherie entfernen. Wenn ihnen überhaupt eine Wirkung zugeschrieben werden soll, kann es meiner Ansicht nach nur eine stemmende sein, durch welche sie die sich kontrahirenden Spindelfasern unterstützen. Stricte Beweise für eine derartige Bedeutung, wie ich sie für die Polstrahlungen in den Telophasen der Spermatocyten in Händen habe, kann ich allerdings hier nicht beibringen.

In den folgenden Stadien macht die Rekonstitution der Sphären weitere Fortschritte. Die Sphären bekommen ein kompakteres Aussehen und bilden die für den Ruhezustand charakteristische scharfe membranartige Begrenzung wieder aus (Figg. 15, 16).

Die Gestalten der rekonstituirten Sphären und ihre Lage zu den Ringkernen habe ich bereits an anderer Stelle (29) ausführlich beschrieben, sodass ich mich hier auf eine kurze Rekapitulation des dort Gesagten beschränken kann.

Die rekonstituirte Sphäre liegt auf der polaren Seite entweder ganz ausserhalb des Kernrings dem Innenraum desselben gegenüber oder vor dem Kernring so, dass sie mit einer Kuppe in diesen hineinragt. In demselben Lageverhältniss zum Ringkern findet man aber auch die Sphären auf den aequatorialen Kernseiten zu beiden Seiten der neugebildeten Zellmembran. Ferner kommen häufig Fälle vor, wo die Hauptmasse der Sphäre entweder auf der polaren oder auch auf der aequatorialen (Fig. 16, obere Zelle) Kernseite liegt und in diese einen Fortsatz hineinsendet, der bezw. aequatorial- oder polwärts gerichtet ist. In noch andern Fällen, besonders bei grossem Kernloch, liegt die Sphäre ganz in diesem.

Was die Entstehung der verschiedenen Gestalten und Lageverhältnisse anlangt, so habe ich ebenfalls schon an früherer Stelle (29)

meine Ansicht dahin ausgesprochen, dass die in Form eines Theiles der Strahlungen ausgebreitete Sphärensubstanz, indem sie sich wieder ansammelt, sofort bei ihrer Vereinigung zu Gebilden konfluirt, welche in der beschriebenen Weise verschieden gestaltet sind. Als Bedingungen, unter welchen die eine oder die andere Gestalt und Lage der Sphäre zu Stande kommt, habe ich die geringere oder grössere Weite des Kernlochs, die Lage des Centralkörpers, die Gestalt und Ausdehnung der Strahlungen namhaft gemacht.

Mit Bezug auf das Zustandekommen solcher Bilder, wo man runde Sphären auf den aequatorialen Kernseiten findet, nahm ich neben einer möglichen Drehung der gesammten Theilungsfigur, auf welche ich unten zurückkomme, damals an, dass ein Stadium vorausgeht, in welchem die Hauptmasse der Sphäre auf der aequatorialen Kernseite liegt und einen polwärts gerichteten Fortsatz in dieses sendet (Fig. 16, obere Zelle), und dass die Sphäre dann bei Abrundung zur Kugel, indem der Fortsatz zur Hauptmasse einbezogen wird, auf der aequatorialen Kernseite oder am Gegenpolfeld zu liegen kommt.

Die Annahme einer in dieser Weise erfolgenden Abrundung solcher Sphärenformen rechtfertigt sich dadurch, dass bei ruhenden Ringkernen, welche die Mitose längere Zeit überstanden haben, sodass ihre Zusammengehörigkeit mit einem anderen Kern nicht mehr zu erkennen ist, die Sphäre in der überwiegenden Anzahl der Fälle in Kugelform vor dem Kernloch liegt.

Ich habe nun seitdem mehrfach konstatiren können, dass eine kugelige Sphäre von Anfang an in aequatorialer Lagerung entstehen kann, indem nämlich das Microcentrum stärker aequatorialwärts wandert als der Kern und auf diese Weise schliesslich durch das Kernloch hindurch auf die aequatoriale Seite des letzteren gelangt (Fig. 14, Fig. 15, untere Zelle). Ein Fall einer solchen Durchwanderung ist in Fig. 14 abgebildet.

Von besonderem Interesse wegen des Verhaltens der Sphärensubstanz sind solche abnorm verlaufenden Fälle, in denen die Zelltheilung ausbleibt; eine Reihe derartiger Fälle sind in den Figg. 17—24 wiedergegeben. Fig. 17 zeigt eine solche Zelle noch im Stadium des Dipirems. Die Spindelpole und Kerne haben ihre stark periphere Stellung aufgegeben; die ganze Zelle hat sich wieder abgerundet. Die Oeffnungen der Ringkerne sind von den im Beginn der Rekonstitution stehenden Sphären ausgefüllt. Beide Sphären sind noch durch die bogenförmig verlaufenden Spindelfasern unter einander, durch die Polstrahlungen mit der Zellperipherie verbunden.

Kommt es jetzt bald zu einer aequatorialen Trennung der Spindelfasern, mögen Bilder, wie in Fig. 18 entstehen; die Sphären bleiben, indem sie ihre scharfe Begrenzung wieder ausbilden, an Ort und Stelle, d. h. in den Oeffnungen der Ringkerne, liegen.

Gesetzt aber, dass die Spindelfasern sich nicht trennen, sondern sich stärker kontrahiren oder dass sie sich von vornherein stärker kontrahirt haben, so können die Tochtersphären aus dem Kernloch heraus dislocirt werden und auf den aequatorialen Kernseiten neben einander zu liegen kommen (Fig. 19)

In andern Fällen, in denen es nicht zu einer aequatorialen Zertrennung der Spindelfasern gekommen ist, sind die beiden Tochtersphären zu einer einheitlichen Masse mit einander verschmolzen. Man findet Bilder, wo die beiden Ringkerne auf einen von der Sphärensubstanz gebildeten Stab, wie zwei Räder auf ihre Axe, aufgesteckt sind (Figg. 20, 21). In Fig. 21 zeigt dieser Stab zwischen den beiden Kernen in der Mitte eine Anschwellung. In der Fig. 22 hat sich die Masse der Sphärensubstanz zu einem Oval abgerundet, während in Fig. 24 eine einzige grosse kugelige Sphäre zwischen den Kernen, an den Gegenpolseiten beider, liegt. Mit Bezug auf diese letzteren Fälle ist es sehr wahrscheinlich, dass die Sphäre nicht gleich von vornherein in ovaler oder Kugelform, sondern zunächst in einer ähnlichen Gestalt wie in Fig. 20 oder 21 entstand und sich erst nachträglich abgerundet hat. In Fig. 23 ist die Oeffnung des obern Tochterkerns noch von Sphärensubstanz erfüllt, während sie sich aus derjenigen des untern herausgezogen hat.

β) Abweichende Telophasen in einem Theil der grossen Spermatogonien und bes. solchen mittlerer Grösse.

In einer Anzahl der Tochterzellen, besonders häufig in denjenigen der Spermatogonien mittlerer Grösse, wandern die Centralkörper und Sphären nicht, wie in den bisher beschriebenen Fällen, in den Telophasen einfach aequatorialwärts, sondern es finden eigenthümliche Verschiebungen derselben statt, welche von Drehungen der Tochterkerne begleitet werden (Figg. 25—29). Letztere Vorgänge sind das am meisten in die Augen fallende; jedoch stelle ich die Centralkörperverschiebungen in den Vordergrund, einmal, weil sie die Drehungen der Tochterkerne meines Er-

achtens secundär im Gefolge haben, sodann, weil sie, wie ich glaube, als Uebergänge aufzufassen sind, welche von dem in den Telophasen der grossen Spermatogonien gewöhnlichen Verhalten des Microcentrums zu demjenigen überleiten, welches in den kleinen Spermatogonien und den Spermatocyten befolgt wird.

Die Drehungen der Tochterringkerne fallen, wie gesagt, am meisten auf. Die Ebenen derselben liegen nach Ablauf der eigentlichen Mitose zunächst parallel der neugebildeten Zellwand, beginnen dann aber bald mit letzterer einen Winkel zu bilden, welcher schliesslich bis zu 90° betragen kann (Figg. 25—29). In (29) habe ich es sogar als möglich zugelassen, dass die Drehung noch weiter geht, so dass schliesslich die ursprünglich aequatoriale Kernseite zur Polseite wird.

Im Verlaufe der Drehung findet häufig eine excentrische Verlagerung des Kernlochs statt (Figg. 27—29); diejenige Seite des Kernrings, welche sich der Theilungsebene nähert, wird mehr oder minder stark verschmälert; nicht selten wird sie zu einer dünnen Brücke ausgezerrt (Fig. 30), von der es nicht ausgeschlossen erscheint, dass sie zuweilen ganz durchreisst.

In der Zellsubstanz vollziehen sich währenddessen folgende Vorgänge.

Indem die Centralkörper, welche mit dem Zwischenkörperchen noch durch Spindelfasern in Verbindung stehen, nach Ablauf der eigentlichen Mitose aequatorialwärts zurückweichen, bildet sich um sie eine starke Polstrahlung aus. Die Fasern dieser Strahlung ändern in der Folge ihr Insertionsfeld; sie setzen (Figg. 25, 26) näher der Theilungsebene, in Fig. 26 ganz an den linken Seiten der Zellen an; ausserdem fallen sie in diesen Stadien durch ihre bedeutende Länge auf.

Es unterliegt nun für mich keinem Zweifel, dass die Ausbildung dieser Strahlen die Centralkörperverschiebung und die Drehungen der Tochterkerne im Gefolge hat. Ueber ihre Wirkungsweise vermag ich allerdings leider keine Auskunft zu geben, da meine Beobachtungen dieser Vorgänge noch zu unvollständig sind; jedoch muss ich die Annahme, dass die Strahlen sich kontrahiren, sehr unwahrscheinlich finden, besonders auch mit Rücksicht auf die Wahrnehmungen, die ich mit Bezug auf die Wirkungsweise der Polstrahlungen in den Telophasen der Spermatocyten gemacht habe.

Die Drehungen der Tochterkerne kommen meines Erachtens dadurch zu Stande, dass ein Druck auf die eine Seite des Kernrings ausgeübt wird, in Folge dessen sich diese letztere der Theilungsebene nähert; die dabei so häufig stattfindende excentrische Verlagerung des Kernlochs hat darin ihren Grund, dass die Masse des Kerns, indem sie der Bewegung Widerstand entgegensetzt, von den Strahlen gleichsam durchzogen wird.

Endstadien derartiger Processe sind in den Figg. 27—29 dargestellt. Die Sphären, welche durch Konfluenz der Sphärensubstanz entstehen, können sehr verschieden gestaltet sein. In den Figg. 27, 28 werden die Oeffnungen der Ringkerne von ungefähr kegelförmigen Gebilden ausgefüllt. In anderen Fällen (Fig. 29, linke Zelle; Fig. 30) sammelt sich die Sphärensubstanz so an, dass die eine zu einer dünnen Brücke verschmälerte Seite des Ringkerns ganz von ihr umlagert wird. Auf diese Weise entstehen Ringkerne mit Ringsphären[1]).

γ) Kleine Spermatogonien.

Die Anaphasen der kleinen Spermatogonien unterscheiden sich von denjenigen der grossen besonders dadurch, dass kein so starkes Wachsthum der Centralspindelfasern wie in diesen stattfindet, und dass die Tochterkerne niemals Ring-, sondern stets Kugelform haben.

In den Telophasen dieser Zellen finden Wanderungen der Centralkörper um die Tochterkerne bis in die Nähe der neu-

---

1) Es erhebt sich hier wohl die Frage, ob die von mir in meiner ersten Mittheilung (28) als Amitosen beschriebenen Kerneinschnürungen mit Ringform der Sphären etwa Seitenansichten derartiger Bilder, wie z. B. Fig. 30, sein könnten. Demgegenüber betone ich, dass es sich bei den Fällen, die meiner damaligen Beschreibung zu Grunde lagen, nicht um Ringkerne, sondern sicher um einfach hantelförmige Kerne handelt, deren Einschnürungsstelle von einem in sich zurücklaufenden Strang von Sphärensubstanz umgeben ist. Wie diese letzteren Bilder im Anschluss an eine Mitose entstanden sein könnten, vermag ich, wenigstens bisher, nicht abzusehen.

Wenn ich dagegen weiter (in 29) gesagt habe, dass bei Ringkernen auch Ringformen der Sphären vorkommen, die zu einer Amitose in Beziehung stehen, so bezog sich diese Angabe allerdings zum Theil auf Bilder, die auch in der eben hier beschriebenen Weise im Anschluss an eine Mitose entstanden sein können.

gebildeten Zellwand statt. Bei den eben unter β geschilderten Verschiebungen der Microcentren, welche mit Drehungen der Tochterkerne einhergehen, handelt es sich meiner Ansicht nach im Princip um dieselben Vorgänge; jedoch ist in den kleinen Spermatogonien ein ganz anderer Verlauf der Verschiebung dadurch möglich, dass die Centralkörper hier in Folge des Auftretens der Kernmembran ihren Zusammenhang mit den Spindelfasern sehr bald vollständig verlieren; in Folge dessen braucht die Masse des Kerns bei der Centralkörperverschiebung nicht mitbewegt zu werden. Da die Centralkörper ferner nicht mehr im Bereich der Chromosomen, sondern ganz auf der polaren Seite des Kerns liegen, können die Radien der Polstrahlung in einer für die Bewegung vortheilhafteren Weise angeordnet werden.

Dieselben Vorgänge, wie in den kleinen Spermatogonien, spielen sich in den Spermatocyten ab, wo ich sie und ihre Mechanik ausführlich beschreiben und illustriren werde.

Die hier von den kleinen Spermatogonien zu gebende kurze Schilderung will ich sofort mit dem Stadium der Figur 36 beginnen, in welcher die Centralkörper dicht unter der Zellperipherie angetroffen werden, umgeben von einer starken Strahlung, welche nach allen Seiten schirmartig über den Kern herüberzieht.

Dieser Strahlenschirm ist in der Fig. 36 in einem durch den Centralkörper gelegten optischen Querschnitt, in Fig. 37 in Flächenansicht dargestellt.

Von dieser Strahlung umgeben verschieben sich dann die Centralkörper um den Kern herum, bis sie auf die Seite der neugebildeten Zellwand gelangen. Soviel ich feststellen kann, wandern sie zunächst in verschiedener Richtung vom Pol weg; denn nur ausnahmsweise trifft man in einem durch die Spindelaxe gelegten Schnitt beide Centralkörper an.

Fig. 38 (obere Zelle) zeigt das Microcentrum in einer Lage, welche zwischen der Anfangs- und Endlage ungefähr in der Mitte steht.

In den ruhenden Tochterzellen findet man die Centralkörper zu Seiten der neugebildeten Zellwand, gewöhnlich an symmetrischen Stellen, neben dem Zwischenkörperchen und auf einer Linie mit diesem (Fig. 33). Von dem letzteren aus erstrecken sich die Stümpfe der Centralspindel in die Anhäufung von Zellsubstanz, in welcher die Centralkörper liegen, hinein. Scharf abgegrenzte Sphären wer-

den, wie ich oben beschrieben habe, in diesen Zellen nach Ablauf der Mitose nicht gebildet.

In andern Fällen liegen die Centralkörper nicht symmetrisch zu einander, sondern ihre Verbindungslinie bildet einen Winkel von c. 45° mit der neugebildeten Zellwand; das Microcentrum der einen Zelle liegt dem Kern der andern Zelle gegenüber. Die Spindelstümpfe sind auch in diesen Fällen gewöhnlich auf die Microcentren zu gerichtet.

Solche durch Centralspindelstümpfe vermittelte Verbindungen finden sich nun nicht nur zwischen je zwei Zellen, welche sich zuletzt mitotisch getheilt haben (Fig. 33), sondern die von einer ersten Theilung übrig gebliebenen Stümpfe können während einer und mehrerer folgenden Theilungen persistiren (Fig. 34, 35).

Für diese Thatsache finden sich schon Belege bei Carnoy (10, Taf. V, Fig. 197). Bolles Lee (5) hat dieselben neuerdings ebenfalls in Spermatocyten von Helix beobachtet und ausserdem gefunden, dass die restirenden Spindelstümpfe mit einander zu einem intercellularen Band „Zellkoppel“ von (Zimmermann (50)) verschmelzen können.

Etwas derartiges ist nun zwar bei meinem Object nicht zu beobachten; dagegen ist ein anderer Umstand sehr bemerkenswerth und für die Entstehung später zu beschreibender Verhältnisse wichtig: dass nämlich, wenn in eine Zelle mehrere Centralspindelstümpfe hineinragen, gewöhnlich bestimmte Lagebeziehungen zwischen diesen und dem Microcentrum vorhanden sind; sämmtliche Spindelstümpfe pflegen um das Microcentrum gruppirt zu sein und in die Anhäufung von Zellsubstanz, in welcher die Centralkörper liegen, sich hineinzuerstrecken.

Zur Illustration des Gesagten mögen die Figg. 34, 35 dienen. In Fig. 34 ist eine Zellkette abgebildet, wie man sie auf dem Querschnitt durch eine Cyste an der Wand derselben finden kann. In den sämmtlichen Zellen liegen die Centralkörper auf denselben, gewöhnlich dem Cystenmittelpunkt zugekehrten Seiten der Kerne. In den Wänden, zwischen zwei benachbarten Zellen, findet sich auf der Verbindungslinie ihrer Microcentren jedesmal ein Zwischenkörperchen oder sein unscheinbar gewordenes Residuum; von diesem aus strahlen nach jeder Seite hin Fasern in die Anhäufung von Zellsubstanz hinein, in welcher die Centralkörper liegen.

In einem Schnitt, der parallel der Cystenwand (also in der Richtung des Pfeils in Fig. 34, senkrecht zur Ebene der Tafel) gelegt ist, kann man zuweilen konstatiren, dass derartige durch Centralspindelstümpfe vermittelte Zusammenhänge unter den Microcentren der Zellen, welche der Cystenwand anliegen, nicht nur, wie Fig. 34 zeigt, in einer, sondern in mehreren Richtungen (Fig. 35) vorhanden sind. Ausserdem können die Zellen, welche der Cystenwand anliegen, ebenfalls durch Centralspindelstümpfe mit Zellen zusammenhängen, welche dem Centrum der Cyste näher liegen.

Diese Verhältnisse haben sich offenbar folgendermaassen entwickelt.

Wir gehen von einem Tochterzellenpaar (a und a_1) aus und nehmen an, dass die eine der beiden Zellen (a_1) von neuem in Theilung tritt. Sollen die Tochterzellen (b und b_1) mit der übrig bleibenden Zelle (a) in einer Reihe liegen, dann muss die Axe der neuen Theilung (von b und b_1) in Verlängerung der frühern Theilungsaxe (von a und a_1) liegen. Indem nun die Centralkörper in den Telophasen der Theilung von b und b_1 ihre Wanderung antreten, auf welcher sie schliesslich an die Seite des Zwischenkörperchens und an Stellen gelangen, die symmetrisch zur neugebildeten Zellmembran liegen, entsteht ein Tochterzellenpaar, welches in Bezug auf die gegenseitige Lagerung zwischen Kernen, Microcentren und dem Zwischenkörper mit a und a_1 völlig übereinstimmt.

Der Centralspindelstumpf der ersten Theilung (von a und a_1) persistirt und ragt in die eine der neugebildeten Tochterzellen b hinein; und zwar ist er auf das Microcentrum von b zu gerichtet, was dadurch möglich ist, dass letzteres genau an derselben Stelle liegt, wo dasjenige von a_1 lag.

Denken wir uns nun, dass die mittlere (b) der drei Zellen, deren Microcentren und Kernmitten in einer Ebene (x) liegen, sich so theilt, dass die Theilungsaxe senkrecht zu dieser Ebene (x) zu liegen kommt, und dass sich nach Ablauf der Mitose in den Tochterzellen dieselben Verhältnisse wie in b und b_1 wieder ausbilden, so sind jetzt auf das Microcentrum der an Stelle von b liegenden Zelle drei Centralspindelstümpfe zu gerichtet.

Diese Lagerungsverhältnisse zwischen den Microcentren und Centralspindelstümpfen sind für die Entstehung der unten zu beschreibenden Sphärenbrücken maassgebend.

III. Die Wachsthumsperiode.

Die Kernstructur der kleinen Spermatogonien besteht aus groben rundlichen oder eckigen Chromatinklumpen und einem Lininfadenwerk. Beim Uebergang in das Ruhestadium beginnen nun die Chromatinklumpen ein zackiges Aussehen anzunehmen, augenscheinlich, indem die von ihnen abgehenden Lininstränge sich mit Chromatin beladen. Es erscheint ein ausserordentlich dichtes Chromatingerüst, das sich aus unregelmässig geformten Knoten und dünnern Bälkchen zusammensetzt (Fig. 40—43). Derartige Bilder treten in der Entwicklung der Samenzellen zum ersten Male auf; in ihnen haben wir die Ruhestadien der Spermatocyten vor uns.

Gleichzeitig gehen im Zellleib in der Umgebung der Centralkörper bemerkenswerthe Aenderungen vor sich. In den kleinen Spermatogonien des Sommers ist eine abgegrenzte Sphäre nicht vorhanden; die Centralkörper lagen in einer dichtern Anhäufung neben dem Kern. Beim Uebergang in die Wachsthumsperiode sammelt sich nun in der Umgebung des Microcentrums mehr und mehr „specifische“ Substanz an, welche sich schliesslich zu einer gegen die umgebende Zellsubstanz scharf abgesetzten Sphäre konsolidirt (Fig. 40, 41).

Die Sphären in den Zellen der Wachsthumsperiode haben gewöhnlich eine kreisförmige oder ovale, seltener eine mehr längliche Gestalt.

An manchen von ihnen ist, von den Centralkörpern abgesehen, von Differenzirungen im Innern nichts wahrzunehmen; sie erscheinen vielmehr durch und durch homogen. So fand sie Rawitz (44) stets bei Anwendung einer von ihm angegebenen besondern Färbungsmethode (Fixirung mit Flemming'schem Gemisch, Tinktion mit Safranin nach Vorbehandlung der Schnitte mit Tannin-Brechweinstein). Ich vermag dagegen an vielen Sphären (Fig. 40, 41) deutlich zu unterscheiden:

1. eine äusserste membranartige Umhüllungsschicht; 2. eine nach innen folgende gewöhnlich helle „Aussenzone“; 3. eine innerste die Centralkörper direkt umgebende Zone („Innenzone“).

Was zunächst die Umhüllungsschicht anlangt, so ist sie von bedeutender Dicke; ihr Durchmesser beträgt zuweilen beinahe ein Viertel des Sphärenradius. Nicht dicker ist die nach

innen folgende Zone, welche, wie ich denke, der „Aussenzone“ der Spermatogoniensphären an die Seite zu setzen ist.

Die Innenzone, deren Durchmesser ungefähr dem halben Sphärendurchmesser gleichkommt, hebt sich entweder durch stärkere Färbung als dunkleres Scheibchen gegen die umgebende Rindenzone ab oder aber sie kann, wenn eine Färbungsdifferenz nicht vorhanden ist, durch eine Contourline von dieser abgegrenzt sein.

Wiederholt, wie z. B. auch in dem in Fig. 41 abgebildeten Fall, vermochte ich zu konstatiren, dass Innenzone und Umhüllungsschicht durch Bälkchen, welche von der Innenzone in radiärer Richtung ausgehend die Aussenzone durchsetzen, mit einander in Verbindung stehen können.

Andere Sphären lassen zwar eine Umhüllungsmembran, aber nicht zwei differente Zonen im Innern erkennen. Letzteres sieht entweder gleichmässig aus oder besteht aus einer hellen Substanz, die von dunklern Körnern durchsetzt wird.

Diese verschiedenen Bilder vom Sphäreninnern sind meines Erachtens nur zum geringsten Theil auf Fixirungs- und Färbungsdifferenzen zurückzuführen; sie repräsentiren vielmehr wahrscheinlich verschiedene physiologische Zustände der Sphären.

Was die Centralkörper anlangt, so werden diese in weit mehr als der Hälfte doppelt angetroffen (Fig. 40—47); sie sind es höchstwahrscheinlich in allen Fällen. Rawitz, welcher (44) angiebt, dass das Centrosoma konstant nur in der Einzahl vorhanden sei, hat offenbar mit Hilfe der von ihm benutzten Färbungsmethode Verklumpungen der beiden Centralkörper zu einer einheitlichen Masse erhalten.

Von dem Vorhandensein einer Substanzbrücke zwischen den beiden Centralkörpern (primären Centrodesmose, M. Heidenhain) habe ich mich in den Zellen des Salamanderhodens bisher ebenso wenig wie in denjenigen des Sesambeins des Frosches (31) überzeugen können, ohne deswegen ihr Vorkommen bei Leucocyten und andern Zellen bestreiten zu wollen.

Die Zellsubstanz zeigt in diesen Zellen niemals, wie so häufig in den grossen Spermatogonien, eine radiäre, sondern eher eine konzentrische Anordnung zur Sphäre (Rawitz); in manchen Präparaten finde ich, dass das Fadenwerk, wie Rawitz beschreibt, in der Nachbarschaft der Sphäre dichter angehäuft ist.

In einigen Fällen zeigt sich die Sphäre von eigenthümlichen Gebilden durchsetzt, welche sich nach Fixirung mit Osmiumgemischen bei Anwendung der Eisenhämatoxylinmethode intensiv schwarz färben. Es finden sich neben den Centralkörpern um diese herum Stäbe oder Fäden in verschiedener Anzahl und regellos vertheilt (Figg. 42, 45, 46, 47). Häufig sind sie zu lang, als dass sie ganz innerhalb der Sphäre Platz hätten; sie ragen dann mit einem oder auch beiden Enden aus dieser heraus. Zuweilen liegen sie auch ganz ausserhalb derselben, aber dann stets in der unmittelbarsten Nachbarschaft an ihrer Peripherie.

Mit Rücksicht auf die Deutung dieser Fäden wäre zunächst im Hinblick auf ihr immerhin nur vereinzeltes Vorkommen zu erwägen, ob es sich nicht vielleicht um cellulare Einschlüsse handelt, die zufällig in der Sphäre Platz gefunden haben. Dagegen spricht aber, dass diese Gebilde niemals auch nur in einiger Entfernung von der Sphäre in der Zellsubstanz anzutreffen sind. Sie müssen also doch wohl als etwas zur Sphäre zugehöriges angesehen werden.

Möglicherweise sind die hier beschriebenen Stäbe analoge Bildungen, wie die bei Helix von Platner (37), Prenant (38) und Hermann (24) beobachteten Nebenkernstäbe und die von dem letzteren Autor bei Proteus gefundenen Archoplasmaschleifen. Allerdings sind die Stabgebilde in den Spermatocyten des Salamanders von denjenigen bei Helix und Proteus dadurch unterschieden, dass die letzteren in jeder Zelle untereinander gleich gross sind, konstant und stets in derselben oder annähernd gleichen Anzahl auftreten.

Wenn es jedoch richtig ist, dass die Nebenkernstäbe bez. Archoplasmaschleifen als rudimentäre Bildungen (rudimentäre Chromosomen, R. Hertwig (26), M. Heidenhain (21)) aufzufassen sind, so würde sich dadurch die Inkonstanz ihres Vorkommens und die Unregelmässigkeit hinsichtlich ihrer Grösse und Zahl beim Salamander zur Genüge erklären.

Bereits an anderer Stelle (30, pag. 174) habe ich kurz mitgetheilt, dass die Sphären der Spermatocyten häufig durch deutliche Brücken mit einander in Zusammenhang stehen. Und zwar beobachtet man, wie ich beschrieben habe, nicht nur Verbindungen zwischen den Sphären zweier neben einander liegender

Zellen, sondern man kann vielfach wahrnehmen, dass die Attractionssphäre einer Zelle mit denjenigen von zwei (Fig. 40) oder drei angrenzenden Zellen verknüpft ist; jede dieser letzteren Sphären kann ihrerseits wieder durch Stränge in direktem Konnex mit den Sphären von ein oder zwei Nachbarzellen stehen.

Diese Beobachtungen sind von Rawitz (44) bestätigt, eine Erklärung für das Zustandekommen der Sphärenbrücken ist von ihm jedoch nicht gegeben worden.

Ich selbst suchte mir in meiner frühern Arbeit (30) zunächst die Entstehung eines Zusammenhanges zwischen zwei Sphären dadurch zu erklären, dass ich annahm, dass die Sphären mit den persistirenden Spindelresten verschmelzen. Diese Annahme war, wie der Leser sehen wird, richtig, wenn auch der Modus, wie ich mir damals die Vereinigung von Sphäre und Spindelrest dachte, sich mir als irrthümlich herausgestellt hat.

Die Entstehung dieser Brücken datirt sich in letzter Linie auf die Theilungen der Vermehrungsperiode zurück. In den kleinen Spermatogonien stellen sich im Lauf der aufeinander folgenden Mitosen Verbindungen der Zellen untereinander durch Centralspindelstümpfe her, wie es die Figg. 33—35 zeigen.

Die Spindelstümpfe ragen in die dichtere Substanzanhäufung hinein, in welcher die Microcentren liegen; wie dieses Lageverhältniss zu Stande kommt, habe ich oben geschildert.

Beim Eintritt in die Wachsthumsperiode findet nun eine Konsolidirung der Sphären statt, wie ich weiterhin pag. 32 beschrieben habe. Indem an dieser Konsolidirung auch die Centralspindelstümpfe theil nehmen, kommt es zur Bildung der Sphärenbrücken. Noch in den Zellen der Wachsthumsperiode kann man da, wo die Verbindungsbrücke zweier benachbarter Zellen die Membran zwischen ihnen durchsetzt, zuweilen bei Anwendung der Eisen-Hämatoxylinmethode ein oder mehrere schwarz gefärbte Körnchen (vgl. z. B. Fig. 44) antreffen, welche Residuen des Zwischenkörpers darstellen; meistens ist allerdings an dieser Stelle nichts besonderes wahrzunehmen.

Bei meiner erstmaligen Beschreibung hielt ich es für möglich, dass meine Befunde über Sphärenbrücken Analoga hätten in Beobachtungen, die Platner (36) bei gewissen Lepidopteren (Pygaera bucephala) und bei Helix, Prenant (38) bei diesem letzteren Thier und bei Arion gemacht haben. Beobachtungen von Zimmermann (50), die ebenfalls bei Helix erhoben wurden, waren mir damals noch nicht bekannt.

Es handelt sich nämlich bei den Befunden Platner's und Prenant's um einen homogen aussehenden Körper, der mit dem gleichen Element der Nachbarzellen in directer Verbindung steht. Beide Autoren sahen Zellen, welche mit drei benachbarten in dieser Weise zusammenhingen. Nach Zimmermann können sogar alle Zellen einer Spermatogemme durch einen protoplasmatischen Strang („Zellkoppel") vereinigt sein.

Während nun Platner nicht geneigt war, den Körper als Nebenkern zu deuten, war Prenant der Ansicht, dass es sich doch wohl um einen solchen handele. Zimmermann sprach sich über die Natur der von ihm sog. Zellkoppel nicht aus.

Die Entstehung dieser Zellverbindungen bei Helix ist nun neuerdings von Bolles Lee (5) untersucht worden. Nach ihm gehen sie aus der regressiven Metamorphose des zwischen den Tochterkernen befindlichen Theiles der Centralspindelfasern hervor. Die Reste der eingeschnürten Spindel, welche vom Zwischenkörper aus in die Leiber der Tochterzellen hineinragen, persistiren und formen sich in dichte, homogen aussehende Körper um, welche die Tochterzellen miteinander vereinigen.

Diese Körper sind, wie Bolles Lee in Bestätigung von Platner's Angaben gegenüber Prenant hervorhebt, zur Seite des Nebenkerns in den Zellen vorhanden und haben also mit diesem oder einer Sphäre nichts zu thun.

Die mehrfachen Verbindungen von Zellen untereinander werden durch Ketten von derartigen Spindelstümpfen hergestellt, welche in folgender Weise miteinander in Zusammenhang treten:

Von zwei durch ein Band miteinander vereinigten Tochterzellen a und a_1 tritt die eine a_1 von neuem in Mitose; die Tochterzellen von a_1 seien b und b_1. Von den Spindelstümpfen der ersten Theilung (von a und a_1) ragt der eine in die nicht getheilte Zelle a; der andere erhält sich während der Theilung der Zelle a_1 (in b und b_1). Wenn nun diese Theilung im rechten Winkel zu der ersten vor sich geht, wird der in die sich theilende Zelle hineinragende Spindelstumpf in Folge der Einschnürung des Zellleibes gegen die Axe der achromatischen Figur gezogen. Dort kann er sich mit der neuen Spindel begegnen und mit ihr verschmelzen. Auf diese Weise kann es zur Entstehung eines „zusammengesetzten Spindelrestes" kommen. Nach Rückkehr der Zellen zum Ruhestand hängt die Zelle a durch eine Brücke von Spindelsubstanz durch b mit b_1 (bez. durch b_1 mit b) zusammen.

Es handelt sich also nach der Beschreibung von Bolles Lee bei den Verbindungsbrücken der Spermatocyten von Helix um etwas ganz anderes als bei meinem Object. Bei Helix treten die Spindelstümpfe direct miteinander in Zusammenhang, während sie es in den Spermatocyten des Salamanders durch Vermittelung der Sphären thun; beim Salamander existiren „Sphärenbrücken", für deren Genese die oben pag. 29—31 beschriebenen Verhältnisse maassgebend sind.

Dass aber diese Sphärenbrücken in ihrem Vorkommen nicht allein auf die Spermatocyten des Salamanders beschränkt sind, habe ich bereits selbst feststellen können, indem es mir gelang, sie auch im Ovarium von Salamanderlarven bei den Ureiern aufzufinden (Fig. 39).

Auch hat Henneguy (23) ganz neuerdings in seinen ausgezeichneten Leçons sur la cellule eine Abbildung (Fig. 286) gegeben, nach welcher mir in den Spermatocyten von Caleoptenus italicus Aehnliches vorzukommen scheint. Henneguy gibt allerdings seinen Beobachtungen eine gleiche, wenn auch nicht so ins einzelne gehende Auslegung, wie sie Bolles Lee für die „Zellkoppel“ bei Helix gibt.

IV. Die Reifungsperiode.

1. Die erste heterotypisch verlaufende Reifungstheilung.

Nach Ablauf der Wachsthumsperiode beginnt die Zelle in die erste Reifungstheilung einzutreten. Das Chromatingerüst des Kerns gewinnt mehr und mehr ein gleichmässiges Aussehen, indem die Knoten verschwinden und der Umfang der Chromatinbalken sich ausgleicht. Schliesslich haben wir einen ausserordentlich engen feinfädigen Knäuel und damit das erste Stadium der ersten Reifungstheilung vor uns (Fig. 44).

In der Kernstructur liegen Nucleolen, welche aber in der Regel nicht sichtbar sind, da sie durch das Chromatingerüst verdeckt werden. Jedoch entstehen häufig bei Anwendung der verschiedensten Fixirungen um sie herum Hohlräume, welche schon bei schwachen Vergrösserungen als helle Flecke auffallen. Bei genauem Zusehen erkennt man dann in der Mitte dieser Hohlräume oder ihrer Wand irgendwo anliegend, die kleinen Nucleolen.

Diese engen feinfädigen Knäuel lockern sich nun immer mehr auf, bis aus ihnen schliesslich die zuerst von Flemming (13) beschriebenen dickfädigen Knäuel (Figg. 45, 47—49) hervorgehen, die (Flemming) aus „dicken Strängen bestehen, welche in ziemlich gleichen Abständen und im ganzen in leicht gewundener Form angeordnet sind“.

Von besonderem Interesse sind die Form- und Lageveränderungen, welche die Sphären erleiden, während sich die eben beschriebenen Umänderungen des Chromatingerüstes vollziehen.

Gewöhnlich im Stadium des Ueberganges vom engen zum lockern Knäuel, häufig jedoch schon früher, beginnen sie unregel-

mässig gelappte Formen anzunehmen. Sie bestehen jetzt meist aus einer centralen helleren Parthie, in welcher die Centralkörper gelegen sind, und einer dunklern Randzone (Figg. 43).

Weiterhin scheint nun der Durchmesser der Sphären zu wachsen, ihre Substanz sich aufzulockern. Sie gehen dann in verschiedene Bestandtheile gleichsam auseinander, indem sie, bez. ihre dunklen Randzonen, in eine Anzahl verschieden grosser homogen aussehender Brocken zerfallen, die jedoch z. T. durch Stränge von derselben Substanz mit einander in Zusammenhang bleiben (Figg. 44—47).

Indem die Sphären die geschilderten Veränderungen erleiden, zeigt ihre Substanz zugleich das Bestreben, sich an den Kern anzulegen und sich an diesem mehr und mehr abzuplatten (Figg. 47, 48, 49); jedoch wird sie an der Ausführung anscheinend vielfach eine Zeitlang durch die oben beschriebenen Verbindungen (Sphärenbrücken) gehindert.

In dem Stadium des lockern Knäuels finden sich jedoch Centralkörper und Sphärensubstanz regelmässig in einer so starken Anlagerung an den Kern, dass es schwierig ist, sie überhaupt noch nachzuweisen. Um sie dennoch aufzufinden, sucht man sich am besten solche Kerne auf, welche so liegen (Fig. 49), dass sie eine deutliche Polfeldanordnung der Chromatinfäden zeigen. An der Stelle des Polfeldes findet man dann meistens ganz in der Nähe des Kerns die Centralkörper und ausserdem ein schmales der Kernmembran dicht angeschmiegtes Band oder eine Reihe Brocken von Sphärensubstanz.

Die Zellsubstanz zeigt in diesem Stadium die bereits von Flemming beschriebene deutliche concentrische Anordnung um den Kern.

Wir begleiten jetzt die Spermatocyte weiter auf ihrem Weg durch die erste Reifungstheilung.

Was das Verhalten des Chromatins bei der heterotypischen Mitose betrifft, so ist dasselbe von Flemming (13) so eingehend untersucht worden, dass ich mich hier auf eine kurze Rekapitulation der Flemming'schen Beschreibung beschränken kann. Ich verweile länger nur bei Punkten, wo ich einiges neue mitzutheilen habe, z. B. bei der Art der Anheftung der Chromosomen

an die Spindel. Lage- und Formveränderungen des Kerns, die im Beginn der heterotypischen Theilung zu beobachten sind, bespreche ich weiter unten zusammen mit der achromatischen Figur.

In einem Stadium, das sich an die Fig. 49 anschliesst, glätten sich die rauhen Stränge des Knäuels aus; zugleich wird die Längsspaltung der Fäden zuerst sichtbar (Fig. 50). Weiterhin wird im Gegensatz zur gewöhnlichen Mitose auch die völlige Längstrennung der Spalthälften sehr bald vollzogen.

In einem folgenden Stadium, bis zu welchem eine Verkürzung und Verdickung der Fäden eingetreten ist, vermag man zuerst deutlich zu konstatiren, dass getrennte Segmente vorhanden sind. Und zwar gehen nicht wie bei den Theilungen der Spermatogonien 24, sondern nur 12 Fadenabschnitte aus dem Chromatingerüst der Spermatocyte hervor. Auffallend ist mir dabei ein von Flemming hier noch nicht notirter Umstand, nämlich, dass die Chromatinelemente recht häufig von ganz verschiedener Grösse sind, so, dass von den Segmenten einer Mitose das eine nur ein halb oder ein drittel so gross ist wie ein anderes. Ganz deutlich wird diese Grössenverschiedenheit erst im Stadium der Tonne, (Figg. 56, 57), wenn die chromatischen Elemente an die Spindel herangezogen sind.

In der Regel besitzen die Chromatindoppelsegmente keine freien Enden, sondern haben vielmehr die Form von Reifen, mag dies nun daher kommen (Flemming), dass sie sich bei der Längsspaltung an diesen Stellen gleich nicht völlig von einander getrennt haben oder dass die zunächst getrennten Enden nachträglich wieder verklebt sind.

In einem nächsten Stadium tritt Schwund der Kernmembran ein. Die Chromatinelemente sammeln sich zunächst an der Stelle des Gegenpolfeldes an; weiterhin werden sie über die seitlich entstandene Centralspindel herübergezogen. Noch im Beginn dieses letzteren Processes (Fig. 55) konstatire ich häufig das Vorhandensein von Lininbrücken zwischen den chromatischen Elementen, wie sie auch Reinke (46) bei Gewebszellen in den Stadien zwischen Knäuel und Metakinese beobachtet hat und denen er für die Mechanik der Mitose Wichtigkeit zuschreibt.

Allmählich werden nun die chromatischen Schlingen den Reifen der Spindel „entsprechend gerichtet, sodass ein chromatischer Fadenzug an einer achromatischen Faser entlang zu liegen

kommt. Schliesslich erhält die chromatische Figur die Form einer Tonne, deren Längsreifen von den chromatischen Strängen gebildet werden“.

Dabei wird jeder Reif so über die Spindel geschlungen, dass je ein Secundärfaden auf eine Polseite gezogen wird, also die Mitte jedes derselben zu der Stelle der polaren Umknickung wird, die Verbindungsstelle der Fadenenden aber in den Aequator zu liegen kommt.

Ueber die Art, wie die Anheftung der Chromosomen an die Spindel im einzelnen vor sich geht, macht Flemming keine genaueren Angaben. In Bezug auf diesen Punkt haben Bretland Farmer und Moore (9) neuerdings von Lilien und Triton Beobachtungen mitgetheilt.

Jedoch weichen die Bilder, welche die englischen Autoren hier erhalten haben, von dem, was ich gleich unten beim Salamander beschreiben werde, einigermaassen ab.

Nach Bretland Farmer und Moore biegt sich der chromatische Reif zunächst in der Mitte durch, sodass seine beiden Enden einander genähert werden und nimmt dann eine solche Lage zur Spindel ein, dass die beiden genäherten Enden nach aussen zeigen, während die Mitte der Spindel anliegt.

Die Schwesterfäden sind zunächst noch nicht separirt; bei den Lilien ist die Aneinanderlagerung sogar so eng, dass der Spalt zwischen den Schwesterfäden keineswegs leicht zu entdecken ist. Die Trennung derselben erfolgt erst in einem nächsten Stadium, in welchem sie nach den Polen hin auseinandergezogen werden. Dabei wird das Lumen des Reifens allmählich eröffnet in der Weise, dass zunächst noch zwei abstehende Fortsätze jederseits zurückbleiben, welche nach den englischen Autoren die von Flemming beschriebenen, aber nicht erklärten aequatorialen Anschwellungen repräsentiren. Nachdem die Chromosomen weiter in der Richtung der Spindelaxe auseinander gezogen sind, trennen sich schliesslich die Tochterelemente durch einen an diesen Stellen auftretenden Querspalt.

Die abweichenden Bilder, welche man beim Salamander beobachtet, erklären sich daraus, dass hier nicht nur die Längsspaltung, sondern auch (cf. Flemming) eine völlige Längstrennung der Schwesterfäden bereits sehr früh, im Knäuelstadium, vollzogen wird. In Folge dessen werden beim Salamander die Mitten der Secundärfäden nicht erst, wie bei Lilien und Triton und wie die Schleifenwinkel bei der gewöhnlichen Mitose, an der Spindelmitte

zusammen eingestellt, sondern sie können (und thun dies auch wirklich), sobald sich eine Zugwirkung an ihnen geltend macht, von Anfang an jede ihren eigenen Weg polwärts verfolgen; die übrigen Theile der Reifen folgen dabei zunächst nur insoweit, als es ihr Zusammenhang mit dem Angriffspunkt nothwendig macht (Fig. 55).

Die Chromatinschlingen erleiden also bei ihrer Anheftung an die Spindel Umformungen (Fig. 55), welche einen Schluss über ihre Konsistenz erlauben: sie müssen aus einer in sich sehr nachgiebigen Masse bestehen, weil sie sonst, wenn an einem Punkt ein Zug ansetzt, nicht sofort ihre Gestalt ändern, sondern vielmehr zunächst, ohne sich umzuformen, folgen würden.

Die Umformungen selbst fallen je nach der Lage der Chromatinreifen zur Spindelaxe verschieden aus; sämtliche Lagemöglichkeiten lassen sich auf drei typische Fälle zurückführen.

Als ersten Fall bespreche ich denjenigen, dass die Chromosomen in einer Ebene senkrecht zur Axe der jungen Spindel und paratangential zu ihr liegen. In diesem Fall werden die Chromatinschlingen sehr rasch so umgeformt, dass die Strecken zwischen den Angriffspunkten der Zugfasern die Gestalt je eines Bogens annehmen, dessen Concavität der Spindel zugekehrt ist. Die Mitten der beiden Bögen, welche zunächst noch von einander entfernt sind, nähern sich immer mehr, bis sie schliesslich an einander zu liegen kommen.

Man kann eine Vorstellung über die Art und Weise, wie diese Umformung vor sich geht, am leichtesten bekommen, wenn man eine lockere Fadenschlinge so vor sich hin legt, dass das Lumen einen schmalen Spalt bildet, dann die Mitten der Längsseiten fasst und sie senkrecht zur Spaltrichtung nach rechts und links oben auseinanderzieht.

Liegt dagegen die Längsaxe des Chromatinreifens in einer durch die Spindelaxe gelegten Ebene und parallel dieser Axe, so entstehen in der Seitenansicht Figuren, wie man sie erhält, wenn man in einem ≫ die gleichgerichteten Schenkel mit einander verbindet; dieselben Bilder kommen zu Stande, wenn man eine Fadenschlinge vor sich von rechts nach links auf den Tisch legt, die Mitten fasst und nach rechts und links vorn auseinanderzieht.

Der dritte typische Fall ist derjenige, dass der chromatische

Reif senkrecht zur Spindelaxe und in derselben Ebene wie diese liegt; dann wird das der Spindelaxe zunächst liegende Stück des Chromosoms von der Spindelaxe ab umgeklappt; weiterhin ist der Verlauf ähnlich wie in dem zuerst beschriebenen Fall.

Nicht immer greifen die Zugfasern, wie ich es bei der obigen Beschreibung angenommen habe, an den Mitten der Secundärfäden, sondern häufig an Punkten seitlich der Mitte an (vergl. auch Bretland Farmer und Moore). In diesem Fall werden die kürzern Strecken zwischen den Angriffspunkten der Zugfasern zuerst angespannt.

Im Stadium der Tonnenform sind von Flemming (13) „äquatoriale Anschwellungen" beschrieben worden; sie stellen nach ihm theils einfache Verdickungen der Chromatinreifen dar, theils sind es je zwei Knöpfchen, die nach entgegengesetzten Seiten des Fadens vorragen. Im letzteren Fall erscheint manchmal in der Mitte eine helle Stelle.

Die von Bretland Farmer und Moore für die Entstehung dieser Anschwellungen gegebene Erklärung habe ich oben referirt. Danach wird, nach der Einstellung des Chromatinreifens, dessen Spalthälften zunächst dicht an einander liegen, das Lumen desselben von der Mitte nach den Enden zu allmählich eröffnet; die abstehenden Elügel, die dabei zunächst noch zurückbleiben, sollen eben die von Flemming beschriebenen äquatorialen Anschwellungen darstellen.

Bei der heterotypischen Theilung im Salamanderhoden erfolgt nun aber der Regel nach sehr früh gänzliche Längstrennung der Spalthälften. Nur ausnahmsweise bleiben die Enden der Schwesterfäden auf ein grösseres Stück seitlich verschmolzen; dann kommen (Fig. 57, links) die von den englischen Autoren beschriebenen abstehenden Flügel zu Stande.

Die äquatorialen Anschwellungen, wie sie Flemming beschrieben hat, entstehen aber meines Erachtens in etwas anderer Weise, dadurch, dass erst in Stadien, wie Fig. 55, wenn die Mitten der Fäden bereits polwärts gewandert sind, die bis dahin noch nicht fest verbundenen Fadenenden seitlich mit einander konglutiniren.

Nachdem die chromatischen Reifen sich zur Tonnenform

angeordnet haben, findet in den folgenden Stadien die Trennung derselben im Aequator statt; sie verdünnen sich zunächst in der Mitte und reissen schliesslich ganz durch.

In dem folgenden Dyasterstadium tritt dann die von Flemming beschriebene Längsspaltung auf (an meinen Figg. 58, 59 zu konstatiren), welche als Vorbereitung für die zweite Reifungstheilung aufzufassen ist. Letztere erfolgt jedoch nicht unmittelbar; sondern die Kerne treten zunächst in ein Dispiremstadium ein, in welchem ihre Chromatinfäden das dieser Phase entsprechende rauhe Aussehen wieder annehmen. Die im Dyaster aufgetretene Längsspaltung der Fäden wird dabei wieder völlig undeutlich.

Nachdem wir das Chromatin in seinem Verhalten durch die erste Reifungstheilung verfolgt haben, wenden wir uns nunmehr den Centralkörpern und der Sphäre zu, welche wir in dem Stadium der Fig. 49 verlassen haben.

In einem folgenden Stadium (Fig. 50), während dessen die Chromatinfäden des Kerns ihr rauhes Aussehen verlieren, beginnt um die Centralkörper eine Strahlung aufzutreten, deren Radien immer mehr an Länge und Deutlichkeit zunehmen. Offenbar in Folge des Auftretens dieser Strahlung werden die Centralkörper verlagert; sie bestreben sich eine mehr centrale Lage in der Zelle einzunehmen, wobei der Kern, welcher in Fig. 49 die Mitte der Zelle einnahm, peripherwärts verdrängt wird.

Die in einem frühern Stadium dem Kern dicht angelagerte Sphärensubstanz bildet, wenn die Strahlung zunächst auftritt, gewöhnlich einen mützenförmigen Aufsatz auf den Kern. Wenn die von den Centralkörpern ausgehenden Radien länger werden, liegen Brocken von Sphärensubstanz regellos vertheilt zwischen diesen. Oder aber sie sind auf einen kegelförmigen Raum beschränkt, der sich an die Centralkörper anschliesst; andere Male wird nur die Basis eines derartigen Raumes von der Sphärensubstanz (Fig. 51) eingenommen.

Ueberblickt man die Veränderungen, welche die Sphäre der Wachsthumsperiode im Beginn der ersten Reifungstheilung erleidet, so handelt es sich hier der Hauptsache nach augenscheinlich um einen Zerfall, welcher aber der von mir in den grossen Spermatogonien beobachteten Sphärenfragmentation schon

deshalb nicht parallel gesetzt werden darf [1]), weil diese letztere zu einer Mitose in gar keiner Beziehung steht. Die pag. 37, 38 geschilderten Vorgänge, welche sich an der Sphäre der Spermatocyten abspielen, bezwecken meines Erachtens hauptsächlich, die Centralkörper beim Eintritt der Mitose von der umgebenden Sphärensubstanz zu befreien, damit sie in directe Verbindung mit den Fäden der Zellsubstanz treten können.

Wie ich hier vorausschicken will, sind bis in das Stadium der Fig. 54 und auch noch über dieses hinaus die aus der Sphäre hervorgegangenen Brocken leicht nachweisbar; was nach Ablauf der Prophasen aus ihnen wird, ob sie vollständig zerfallen oder in unterscheidbarer Form persistiren, weiss ich einstweilen nicht; ich möchte es jedoch für möglich halten. dass die zuerst von Flemming beschriebenen Körper, welche in den Anaphasen zwischen den Spindelfasern sichtbar sind [2]) („Centralspindelkörperchen“ v. Kostanecki's) (27), wenigstens theilweise Brocken von Sphärensubstanz darstellen; theilweise mögen es, wie Moore (34) meint, Chromatinüberbleibsel (débris of the nuclear chromatin) sein, die nicht am Aufbau der Chromosomen theil genommen haben.

Die Centralkörper beginnen bald nach dem Auftreten der Strahlung sich von einander zu entfernen. In Fig. 52 haben sie den Abstand, welchen sie während der Zellenruhe einhalten, bereits überschritten. In diesem Stadium gelang es mir zuerst, eine Verbindung in Gestalt feiner Fädchen, welche die junge Centralspindel repräsentiren, zwischen ihnen wahrzunehmen. Die Figg. 51, 53, 54 zeigen die Centralkörper bereits deutlich von einander entfernt.

Anfangs, wenn die Strahlung um die Centralkörper eben erst aufgetreten ist, bildet ihre Verbindungslinie häufig mit der Kernmembran einen Winkel, welcher sogar zunächst noch bis zu $90^0/_0$ betragen kann (Fig. 50); im weitern Verlauf der Mitose pflegt sich aber dieses Verhältniss sehr bald zu ändern. In den spätern Stadien liegen die Centralkörper regelmässig beide der Membran des Kerns unmittelbar an.

Während die geschilderten Veränderungen in der Zellsubstanz vor sich gehen, hat sich der Kern mehr und mehr aus seiner centralen Lage fort an die Peripherie der Zelle be-

1) Vergl. dagegen die Beobachtungen über das Auftreten von Körnermassen bei der Mitose der grossen Spermatogonien 30 pag. 161.

2) In den Spermatocyten finde ich derartige Körper im Stadium der Tonnenform an der Peripherie der Spindel (Fig. 57).

geben. Zunächst behält er noch seine runde Form bei; bald aber wird er in der Richtung der frühern Zellenaxe zusammengedrückt, sodass er in der Seitenansicht oval erscheint (Fig. 52). Schliesslich hat er sich vielfach mit einem grossen Theil seines Umfangs der Zellperipherie angepasst; diejenige Seite aber, auf welcher die Centralkörper liegen, ist häufig entweder ganz abgeplattet oder zeigt sogar in der Mitte eine deutliche Einbuchtung (Fig. 53, 54).

Sämmtliche eben geschilderten Verlagerungen von Microcentrum und Kern bin ich geneigt, auf eine Propulsion der Strahlen, die von den Centralkörpern ausgehen, zurückzuführen. Die Lage, welche die Sphärensubstanz in den Figg. 50—54 einnimmt, erkläre ich mir daraus, dass sie, während Centralkörper und Kern verschoben werden, mehr oder weniger an Ort und Stelle liegen bleibt.

M. Heidenhain (21) erklärt die Einstellung des Microcentrums beim ruhenden Leucocyten als Folge einer Fibrillenspannung auf Grund des von ihm sog. Spannungsgesetzes[1]; dieses selbe Gesetz ist auch während des Ablaufes der Mitose wirksam.

Nehme ich aber mit Flemming (17) an, dass im Stadium der Fig. 50 Strahlen zwischen den Centralkörpern und der Zellperipherie aus vorhandenen Structuren zunächst geprägt sind, so haben diese Radien, wenn ich danach die Figg. 52—54 betrachte, offenbar an Länge zugenommen. Dieses Wachsthum

1) Das Microcentrum steht durch die „organischen Radien" in Verbindung mit der Zellperipherie. Diese Radien befinden sich in einem Zustand der Spannung. Da sie ursprünglich die gleiche absolute Länge haben (Identitätsprincip), würde, wenn man den Kern aus der Zelle herausnehmen könnte, das Microcentrum sich nach Ausgleich aller Spannungsdifferenzen in die Mitte derselben einstellen. „Durch das Dazwischentreten des Kerns aber wird es dem Microcentrum unmöglich gemacht, die ihm zukommende centrale Stellung wirklich einzunehmen. Da jedoch die in der Nähe des Kerns vorbeilaufenden organischen Radien gegenüber ihrer mittleren Länge in einem Zustande sehr starker Dehnung befindlich sind, so wird das Microcentrum, soweit es nur irgend möglich ist, in der Richtung gegen das Centrum der Zelle herabgezogen." Mithin ergiebt sich, „dass die excentrische Lage des Kerns eine Folge der Druckwirkung der organischen Radien ist; der Kern sucht unter allen Umständen in der Richtung der grössten interfilaren Räume peripheriewärts auszuweichen".

der Radien kann ich sehr wohl mit der Vorstellung einer von ihnen ausgeübten Propulsion, nicht aber mit derjenigen einer permanenten Spannung vereinigen.

Auf jeden Fall ist aber die Entstehung von Dellen, wie sie hier so häufig an einem vorher völlig runden Kern auftreten, durch das Heidenhain'sche Princip nicht zu erklären (vergl. auch Drüner (11) und Boveri (7)); wie ich Heidenhain gegenüber ausdrücklich bemerken möchte, handelt es sich um wirkliche Dellen, nicht um sattelförmige Einbuchtungen der Kernmembran. Diese Dellen können, so weit ich sehe, nur dadurch entstehen, dass die junge Centralspindel in Folge des Längenwachsthums der Polstrahlungen in den Kern hineingedrückt wird.

Wenn sich trotzdem schon in diesen Stadien die Centralkörper von einander entfernen, so dürfte diese Erscheinung auf die Entstehung der Centralspindel, deren Fasern die Centralkörper auseinanderstemmen, zurückzuführen sein.

Im Princip stimmt die hier entwickelte Anschauung über die Wirkung der Polstrahlung mit der Drüner'schen überein. Drüner (11) beschreibt jedoch für die Spermatogonien, dass die Centralkörper sich beim Beginn der Mitose zunächst entfernen und die Fasern der Polstrahlung erst in einem verhältnissmässig sehr späten Stadium (Spindel noch viel länger als in meiner Figur 55) auf die Zellmembran stossen und erst von da an orientirend wirken. Diese Angaben beruhen aber offenbar auf unzulänglich fixirten Präparaten. Bei den Spermatogonien sowohl wie bei den Spermatocyten stehen die Fasern der Polstrahlung vom ersten Anfang der Mitose an mit der Zellperipherie in Verbindung; gerade in den frühesten Stadien (Fig. 50—54) ist mir bei den Spermatocyten eine Stemmwirkung der Strahlen unzweifelhaft, während sie für die folgenden Stadien meiner Meinung nach noch nicht (cf. unten) als erwiesen gelten kann.

In einem nächsten Stadium findet nun zunächst an derjenigen Stelle, wo die junge Centralspindel der Kernmembran anliegt, ein Schwund der letzteren statt. Die Chromosomen treten mit den Centralkörpern durch die Mantelfasern in Verbindung, welche (Flemming (14)) aus dem Liningerüst des Kerns entstehen, indem das lockere Lininstrangwerk sich zwischen Centralkörpern und Chromosomen zu soliden Fasern anordnet. Diese Fasern wachsen nun in die Länge und bewirken nach meiner

Vorstellung in einem nächsten Stadium durch Stemmwirkung[1]) eine Anhäufung der Chromosomen an der Gegenpolseite; in einem darauffolgenden Stadium kontrahiren sie sich und ziehen die Chromosomen um die Spindel herum.

Nach Hermann (24) setzen sich die Pole mit den Chromosomen durch die Mantelfasern erst in Zusammenhang, wenn die Spindel mehr als das Doppelte ihrer Länge in meiner Figur 54 erreicht hat und zwar konstant mit einem Pol[2]) zuerst. Ich finde dagegen, dass häufig schon gleich nach Schwund der Kernmembran, wenn die Spindel nur wenig länger ist als in Fig. 54, Verbindungen mit den Chromosomen und zwar nicht selten bereits mit beiden Polen vorhanden sind. Wenn auch sicher noch bei verhältnissmässig stark herangewachsenen Spindeln, wie in Hermann's Fig. 6, eine Verbindung mit nur einem Pol existiren kann, so will es mir doch nicht scheinen, als ob konstant oder auch nur in der Mehrzahl der Fälle eine Verbindung mit dem einen Pol zuerst eintrete.

Die auf Fig. 54 folgenden Stadien der jungen Spindel sind von Flemming und Hermann eingehend beschrieben und abgebildet worden, so dass ich dieselben hier füglich übergehen kann. Hinsichtlich der Gestaltsänderungen der Spindel bis zum Stadium der Tonne gilt das auf pag. 19 Gesagte.

Zunächst ist noch gewöhnlich eine deutliche Polarstrahlung vorhanden, wie es die Fig. 8 und 9 Hermann's (24) und meine Figur 55 zeigen. Je mehr wir uns aber der fertigen Tonnenform nähern, um so mehr wird die Polstrahlung in diesen Zellen undeutlich, bis sie schliesslich im Tonnenstadium selbst meistens bis auf wenige Fäserchen verschwunden ist. Der bereits von Flemming (17) angefochtene Satz Drüner's: „Alle Polstrahlen verlängern sich und erreichen im Monasterstadium ihre grösste Länge und stärkste Ausbildung“ stimmt

---

1) Nach Drüner, welcher die Anhäufung der Chromosomen an der Gegenpolseite ebenfalls durch eine Stemmwirkung der spätern Mantelfasern zu Stande kommen lässt, wachsen diese von den Centralkörpern gleichzeitig mit den Pol- und Centralspindelfasern aus; sie sollen morphologisch und physiologisch den letzteren gleich sein. Dabei wird aber übersehen, dass die Pol- und Spindelfasern (auch in den Spermatogonien) schon vor den Mantelfasern vorhanden sind, und dass die letzteren nach Flemming's Entdeckung (14) aus dem Liningerüst des Kerns hervorgehen.

2) Vergl. auch Flemming 14, pag. 710.

also auch für die heterotypische Theilung nicht mit den thatsächlichen Befunden.

Die Stadien, welche auf die Fig. 55 folgen, sind diejenigen, für welche Drüner auf eine Stemmwirkung der Polstrahlen geschlossen hat, allerdings auf die eben erwähnte unrichtige Voraussetzung hin, dass die Polstrahlen sich bis zum Stadium des Monasters verlängern. Drüner giebt von ihrer Wirkung in diesen Stadien folgende Schilderung.

„Mit der durch das Wachsthum der Centralspindel bedingten Entfernung der Pole von einander, die mit der Ausbildung der Polstrahlung einhergeht, werden die Pole so lange der Zellmembran genähert, bis ihre Strahlen auf dieselbe treffen; und von nun an muss nothwendiger Weise von denselben ein ihrer Festigkeit entsprechender Druck auf dieselbe ausgeübt werden. Dies ist wenigstens das gewöhnliche Verhalten. Daraus folgt, dass sie entweder die Zellmembran ausbuchten oder sich auseinander spreizen müssen, wenn sie sich nicht biegen; oder endlich die Pole müssen ausweichen, und zwar in der Richtung der Diagonale des Parallelogramms der auf sie wirksamen Kräfte, der sich verlängernden Centralspindel von der einen, und der Polstrahlen von der anderen Seite. Dies findet auch in der Mehrzahl der Fälle statt.

Ein Ausweichen der Pole kann aber nur so lange stattfinden, bis in der Richtung des Ausweichens sich ihnen eine dem Druck der zwischen Membran und Centrum wirkenden Polstrahlen gleiche Kraft entgegenstellt, bis also nach der Seite hin, nach welcher die Pole wandern, auch die Polstrahlen die Membran treffen und nun von allen Seiten her auf die Pole gleiche Kräfte wirksam sind. Dann liegt die Spindelaxe in einer durch die Mitte der Zelle gehenden Linie."

Diese Darstellung Drüner's ist von Flemming (17) dahin kritisirt worden, dass nicht eine Verlängerung, sondern vielmehr ein Kürzerwerden der Polstrahlen bis zum Stadium des Muttersterns erfolge und deshalb eine „ziehende Mitwirkung" derselben bei der Mitose nicht ausgeschlossen erscheine.

Ich halte auf Grund der oben beschriebenen Beobachtungen eine Stemmwirkung der Polradien in den Stadien der Figg. 50—54 für erwiesen. Daraus würde jedoch noch nicht mit Nothwendigkeit hervorgehen, dass sie auch während der folgenden Stadien stemmen; sie könnten sich verhalten, wie die Mantelfasern, welche auch erst stemmend wirken und sich dann kontrahiren. Andererseits braucht auch das stattfindende Kürzerwerden nicht nothwendig auf einer Kontraktion zu beruhen, könnte vielmehr darin seinen Grund haben, dass die Polstrahlen mit dem Wachsthum der Spindel zunächst an ihren Enden resorbirt werden.

Eine endgültige Entscheidung über die Wirkung der Polstrahlen in den auf die Fig. 54 folgenden Stadien möchte ich auf die mir bisher vorliegenden Beobachtungen hin noch nicht treffen; jedoch neige ich dazu, ihnen mit Drüner eine „expansive" Wirkung auch während dieser Stadien zuzuschreiben, und zwar einmal auf Grund der Thatsache hin, dass häufig schon vor dem Stadium der Tonnenform in Fällen, wo die Pole noch von der Zellperipherie ziemlich entfernt liegen, eine Längsstreckung der Zelle zu beobachten ist, die meiner Meinung nach nicht auf die Kontraction bestimmter Gruppen von Polstrahlen zurückgeführt werden kann; ferner auf Grund einer zufälligen Beobachtung, die ich in Fig. 60 abgebildet habe. Im allgemeinen sind die Polstrahlen, wie gesagt, bis zum Stadium der Tonnenform bis auf wenige Fäserchen verschwunden. Im Fig. 60 dagegen hat sich an dem einen Pol bis ins Dyasterstadium hinein ein starkes in der Verlängerung der Spindelaxe abgehendes Faserbündel erhalten, welches die Zellmembran vor sich hergetrieben und in Form eines spitz endigenden Divertikels ausgebuchtet hat.

Vom Stadium der Tonnenform an ist die Polstrahlung, wenn überhaupt noch vorhanden, jedenfalls so unbedeutend, dass sie für die weitere Entfernung der beiden Pole nicht mehr in Betracht kommt; diese wird vielmehr allein durch das Wachsthum der Centralspindelfasern bewirkt.

Indem diese Fasern in die Länge wachsen, werden die an der Oberfläche der Spindel liegenden Mantelfasern mit den zwischen ihnen eingeschalteten Chromosomen mehr und mehr angespannt. Die chromatischen Reifen verdünnen sich zunächst in der Mitte und reissen schliesslich ganz durch.

In der Regel scheint diese aequatoriale Verdünnung und Zerreissung der Chromosomen verhältnissmässig leicht und bald zu erfolgen. Anderenfalls müssten stark bauchige Spindeln, wie in Fig. 57, verhältnissmässig häufiger zu finden sein. Zur Entstehung letzterer Formen muss es nämlich stets dann kommen, wenn die Spindelfasern stark in die Länge wachsen[1], ohne dass die Chromosomen überhaupt oder entsprechend nachgeben.

1) Vergl. hierzu Drüner 11 pag. 289.

Unter dieser Voraussetzung bleibt nämlich die Oberfläche des Spindelkörpers die gleiche oder ändert sich nur wenig, während das Volumen in Folge des Wachsthums der Spindelfasern stark zunimmt. Der Spindelkörper ist daher gezwungen, sich der Kugelgestalt zu nähern, da ja die Kugel derjenige Körper ist, welcher bei kleinster Oberfläche das grösste Volumen besitzt. Die Spindel nimmt also eine stärker bauchige Form an.

Aendert sich die Oberfläche zunächst überhaupt nicht oder nicht über einen bestimmten Grad hinaus, so muss es dabei zu einer gegenseitigen Annäherung der beiden Pole kommen; ob letzteres in Fig. 57 stattgefunden hat, d. h. also, ob diesem Stadium ein solches, wie das der Fig. 56 vorausgegangen ist, in welchem die Centralkörper weiter von einander entfernt waren, lässt sich allerdings nicht mit Bestimmtheit entscheiden.

Ein Bauchigwerden der Centralspindel und zugleich eine Annäherung der beiden Pole würde auch dann stattfinden, wenn in dem Stadium der Fig. 56 eine stärkere Kontraktion der Mantelfasern[1]) eintritt. Unter dieser Bedingung hat sich nämlich der Spindelkörper einer kleinern Oberfläche anzupassen und wird daher gleichfalls genöthigt, sich der Kugelgestalt zu nähern. In wie weit eine eintretende stärkere Kontraction der Mantelfasern bei der Entstehung stärker bauchiger Spindelformen thatsächlich mitwirkt, weiss ich nicht; jedenfalls findet ein kontinuirliches Wachsthum der Spindelfasern im Lauf der Mitose statt und dieses allein genügt unter der Bedingung, dass die Oberfläche der Spindel sich nicht oder nicht entsprechend vergrössert, um die Formveränderungen derselben zu erklären.

Obige Erörterungen über die Ursachen der Gestaltsänderung der Spindel gelten in gleicher Weise wie für die Tonnenform der heterotypen Theilung auch für den Mutterstern der gewöhnlichen Mitose. Beide Stadien gleichen einander in mechanischer Beziehung; beide sind sie durch grosse Häufigkeit ausgezeichnet; die Tonnenform ist ebenso wie der Mutterstern ein lang andauerndes Stadium, „welches (Drüner) äusserlich den Eindruck der Ruhe macht, während dessen aber die innere Spannung stetig zunimmt".

Nachdem die Chromosomen im Aequator getrennt und nach

1) Vergl. Drüner 11 pag. 289.

den Polen auseinandergerückt sind, findet zunächst eine Geradestreckung der Spindelfasern und gleichzeitig eine Kontraction der in Spannung gehaltenen Mantelfasern (cf. Drüner) statt (Fig. 58); dann erfolgt hier in den Spermatocyten ebenso wie in den grossen Spermatogonien, wenn auch nicht ganz in demselben Maasse wie in diesen, ein weiteres starkes Wachsthum der Spindelfasern (Figg. 59—61), in Folge dessen die Zelle sich stark in der Richtung der Spindelaxe in die Länge streckt. Eine Kontraction von Polfasern für diese in den Anaphasen auftretende Längsstreckung verantwortlich zu machen, wie es Heidenhain für die Leukocyten will, ist bei diesem Object nicht angängig, weil derartige Fasern in diesen Stadien überhaupt nicht existiren.

Die Spindelfasern fallen in diesen Stadien (Fig. 59) in der Regel durch ihr rauhes Aussehen auf. Sie sind mit Körnern und Fädchen besetzt; man kann vielfach konstatiren, dass Querverbindungen zwischen den einzelnen Fasern vorhanden sind.

In einem nächsten Stadium (Fig. 61) beginnt die Theilung des Zellleibes damit, dass am Aequator zuerst einseitig (Flemming) eine Einschnürungsfurche auftritt. Dadurch werden die peripheren Spindelfasern halbirt; es sind dies augenscheinlich die Fasern, welche in Fig. 62 in jeder Tochterzelle sich in radiärer Richtung von der aequatorialen Seite des Kerns aus bis an die Zellperipherie erstrecken.

Die mittleren Spindelfasern dagegen verlaufen ununterbrochen von Zelle zu Zelle und zwar ziemlich gestreckt zwischen den beiden Tochterkernen (Fig. 62). Offenbar haben sie sich gegenüber einem vorhergehenden Stadium (Fig. 61) kontrahirt. Diese Kontraction der Spindelfasern geht in der Folge (Fig. 63) weiter; zugleich treten an ihnen aequatoriale Differenzirungen in Gestalt kleiner Knötchen auf, welche mit dem Fortgang der Zelleinschnürung dadurch, dass die Spindelfasern mehr und mehr im Aequator zusammengefasst werden, zum Zwischenkörperchen mit einander verschmelzen (Figg. 64, 65).

Die Centralkörper [1] lagen in den Stadien der Figg. 59—62 ganz in der Nähe der Zellperipherie. In Folge der Kontraction der Centralspindelfasern, mit welchen sie zunächst noch in Verbindung stehen, werden sie einander genähert und zwar gewöhn-

1) Bereits im Tonnenstadium findet gewöhnlich eine Verdoppelung der Centralkörper statt.

lich so stark, dass sie schliesslich in einem ziemlich beträchtlichen Abstand von der Zellperipherie liegen (Fig. 63).

Während ihrer gegenseitigen Annäherung beginnt um sie herum eine Strahlung aufzutreten, deren Radien bogenförmig über den Kern herüberlaufen. Zwischen diesem Strahlenschirm und der Zellperipherie liegt in diesem Stadium gewöhnlich ein auf dem Querschnitt halbmondförmiger Raum (nicht immer so gross wie in den Figg. 63 und 64), in den zuweilen einige Strahlen sich erstrecken (Fig. 63), der aber meistens von kurzen, welligen Fädchen erfüllt ist (Fig. 64).

In Fig. 64 sieht es ausserdem so aus, als ob von den im Zwischenkörperchen zusammengefassten Spindelfasern die peripheren in den von den Centralkörpern ausgehenden Strahlenschirm übergehen und auf diese Weise eine Verbindung zwischen Pol und Zwischenkörperchen um den Kern herum herstellen.

Dieses Verhalten erinnert mich an eine von Moore (34) gegebene Beschreibung, nach welcher in Hoden von Elasmobranchiern im Dyasterstadium eine Differenzirung der Spindelfasern in eine innere und äussere Faserscheide (outer and inner fibrous sheath) stattfindet; von diesen erstreckt sich die äussere zwischen den Aussenrändern der Chromatinringe; die innere geht durch sie hindurch zu den Centrosomen. Von einem folgenden Stadium heisst es dann: „The chromatic rings now gradually lose their original connection with the outer spindle-fibres, which begin to bulge out and pass round them to the poles.“

In einem folgenden Stadium (Fig. 65) wird die Chromatinmasse nicht mehr von den Spindelfasern durchsetzt, sondern diese hören auf der äquatorialen Kernseite plötzlich auf. Ebenso existirt auch die Verbindung mit dem Pol durch die Mantelfasern nicht mehr. Die Chromatinmasse des Tochterkerns liegt in einem hellen wahrscheinlich von Flüssigkeit erfüllten Raum, also in einer Vacuole.

Die Centralkörper liegen in diesem Stadium (Fig. 65) wieder regelmässig dicht unter der Zellperipherie; der in dem Stadium der Fig. 63, 64 häufig vorhandene halbmondförmige Raum polwärts von dem Strahlenschirm ist verschwunden.

Dies ist teils darauf zurückzuführen, dass die Zellen sich in ihrer Form dem von den Centralkörpern ausgehenden Strahlenschirm angepasst haben, indem sie sich senkrecht zur Spindelaxe in die Länge streckten; zum Theil hat es darin seinen Grund,

dass die Centralkörper wieder begonnen haben, sich von einander zu entfernen. Beide Erscheinungen, die Anpassung der Zelle an den Strahlenschirm und die Wanderung der Centralkörper erkläre ich mir als Folge des Wachsthums der von den Centralkörpern ausgehenden Strahlen, welche zwischen den Centralkörpern und ihrem Insertionspunkt an der Zellperipherie sich verlängern.

Dieses Wachsthum der Polstrahlung geht offenbar (in diesen wie auch noch in den folgenden Stadien) auf Kosten der Spindelfasern vor sich, deren Masse sich mehr und mehr reduzirt.

In einem folgenden Stadium, das durch die Fig. 66 repräsentirt wird, ziehen die von den Centralkörpern ausgehenden Strahlen nicht mehr bogenförmig über den Kern herüber, sondern haben einen gestreckten Verlauf. Die ganze Strahlung hat jetzt die Form eines Kegelmantels, während sie in den vorhergehenden Stadien diejenige eines aufgespannten Regenschirmes hatte. Ihre Fasern sind durch ihre ausserordentliche Stärke auffallend. Sie sind hier wie in der ganzen folgenden Phase von einer ähnlichen, rauhen Beschaffenheit, wie ich es für die Spindelfasern im Stadium der Fig. 59 beschrieben habe.

Zur Erklärung der Streckung der Radien, welche von dem Stadium der Fig. 65 bis zu demjenigen der Fig. 66 eingetreten ist, eine Kontraction anzunehmen, ist nicht angängig. Denn erstens haben sich die Centralkörper in Fig. 66 noch weiter von der neugebildeten Zellmembran entfernt; zweitens haben sich die Tochterzellen in der Weise umgeformt, dass sie zu den Seiten der neugebildeten Zellmembran (besonders links) konvex vorgetrieben sind. Diese Erscheinungen sind nicht durch Kontraction zu erklären; sie müssen meines Erachtens auf einer mit Streckung einhergehenden Steifung der in dem vorhergehenden Stadium gebogen verlaufenden Strahlen beruhen.

In der Folge verschieben sich nun die Pole, während der Centralspindelstumpf immer unansehnlicher wird, an der Peripherie der Zelle dicht unter ihrer Wand entlang, gewöhnlich so lange, bis die Verbindungslinie zwischen Centralkörper und Mittelpunkt des Kernes der neugebildeten Zellmembran ungefähr parallel liegt [1]) (Figg. 67—70); häufig liegen die Centralkörper schliesslich an Stellen, welche zur Theilungsebene ungefähr symmetrisch sind (Fig. 70).

1) Die Drehung des Microcentrums um den Kern beträgt dann also c. 90°; sie schwankt zwischen c. 45° und 135°.

Die Centralkörper sind auf jeder Stelle ihres Weges von Strahlung umgeben. Und zwar hat es, wenn wir die Endstadien ins Auge fassen, den Anschein, als ob der von ihnen ausgehende Strahlenkegel als ganzes eine Ortsveränderung erleidet. In Fig. 66 fällt die Axe des Strahlenkegels mit der frühern Spindelaxe zusammen, in den Endstadien dagegen (Figg. 68, 70) bildet sie mit dieser gewöhnlich einen rechten oder annähernd rechten Winkel.

Suchen wir über die mechanischen Verhältnisse, welche diese Wanderung der Centralkörper bedingen, Klarheit zu bekommen, so ist es zunächst offenbar, dass eine Kontraction der sämmtlichen Radien, die im Stadium der Fig. 66 von den Centralkörpern ausgehen, nicht in Frage kommen kann. Denn die Centralkörper schieben sich bei ihrer Wanderung unter der Zellmembran entlang; wenn wirklich sämmtliche von ihnen ausgehende Radien kontractil wären, müssten sie sich gegen das Centrum der Zelle zu bewegen; jedenfalls könnten sie in den Endstadien des Processes nicht Lagen, wie sie die Figg. 68, 70 zeigen, einnehmen.

Auch eine Kontraction derjenigen Hälfte des Strahlenkegels, welche im Fall einer Zusammenziehung in der Bewegungsrichtung der Centralkörper zieht, kann nicht die erste Rolle spielen. In Fig. 69 hat sich das Microcentrum offenbar von seiner Ausgangsstelle aus nach links bewegt; die Hauptmasse der Strahlen geht aber nach rechts ab.

Für eine mechanische Erklärung dieser Bewegungen drängen sich vielmehr auch hier ähnliche Vorstellungen auf, wie sie zuerst Drüner für die Wirkungsweise wachsender Radien entwickelt hat und wie sie im Vorstehenden bereits wiederholt Verwendung gefunden haben.

Die Bewegung der Pole ist auf Wachsthumerscheinungen zurückzuführen. Die Centralkörper werden in Folge des Längenwachsthums bestimmter Strahlen, durch welche sie mit der Zellperipherie in Verbindung stehen, verschoben; es ist die „Propulsionskraft“ (Boveri) (7), („Expansionskraft“ Drüner (11)) dieser Strahlen, welche die Bewegung der Microcentren hervorbringt.

Fassen wir zunächst die Figg. 77—79 der homöotypischen Form, bei welcher die Verhältnisse im Princip die gleichen sind, wie bei der heterotypischen Theilung, ins Auge! In den Figg. 78, 79 ist eine zusammenliegende Parthie der von den Central-

körpern ausgehenden Strahlen in die Länge gewachsen; ausserdem ist der Kegelmantel an dieser Stelle durch Ausbildung neuer Strahlen verdickt.

Die Radien sind mit ihrem einen Ende an der Zellperipherie befestigt; man sieht sie direct an dieser inseriren. Das andere von den Centralkörpern gebildete Ende ist frei und beweglich. Indem die Radien sich verlängern, werden die Centralkörper durch das zwischen ihnen und der Insertion der Strahlen an der Zellperipherie stattfindende Wachsthum längs der Peripherie fortbewegt.

Zugleich aber wird in Folge des Längenwachsthums der Strahlen ein Druck auf die Zellwand ausgeübt, in Folge dessen der Zellleib sich in der Richtung der Strahlen mehr oder minder stark in die Länge streckt (Figg. 79, 80).

Gleich nach erfolgter Abschnürung (auch noch in 77) haben die Tochterzellen runde Formen. In den Figg. 79, 80 sind sie dagegen aufs Deutlichste in der Richtung der längsten von den Centralkörpern abgehenden Strahlen in die Länge gestreckt. Diese Gestaltsveränderungen der Tochterzellen liefern mir einen, soweit ich sehe, unanfechtbaren Beweis, dass ich mit meiner Annahme einer stemmenden Wirkung der von den Centralkörpern ausgehenden Strahlen auf dem richtigen Wege bin.

Die Bewegung der Centralkörper von der Polstelle weg erfolgt anscheinend zunächst in beliebiger Richtung. In den beiden Tochterzellen liegen dementsprechend die von den Microcentren ausgehenden Radien, welche von dem Längenwachsthum betroffen werden, nur sehr selten in derselben Ebene. In Folge dessen erfolgt auch die durch das Längenwachsthum der Strahlen bedingte Streckung der Tochterzellen gewöhnlich in zwei Richtungen, welche mit einander einen Winkel bilden, wie dies die Figg. 68, 79, 80, 81 ohne weiteres zeigen; in den Figg. 79, 80 haben sich die obern Zellen in der Ebene der Tafel in die Länge gestreckt; die untern aber offenbar in einer Ebene, welche mit derjenigen der Tafel einen Winkel bildet.

In der Fig. 79 der homöotypischen Theilung reichen Strahlen mit ihren Ansatzpunkten ziemlich hoch an der rechten Seite der Zelle hinauf. Die Fig. 69 der heterotypischen Mitose repräsentirt nun ein weiteres Stadium, welches sich, was die Centralkörperverschiebung anlangt, an dasjenige der Fig. 79 angeschlossen haben könnte.

Strahlen, welche die rechte untere Ecke der Zelle über den Kern herüber mit den Centralkörpern in Verbindung setzen, fehlen hier. Dagegen sind zwischen dem Microcentrum und Punkten der Zellperipherie, welche, diesem näher, zwischen ihm und den Insertionspunkten der zuerst in die Länge gewachsenen Radien liegen, neue Strahlen ausgebildet. Diese neu gebildeten Fasern übernehmen offenbar die Funktion der zuerst in die Länge gewachsenen, welche entbehrlich und daher wieder resorbirt werden. Ich unterlasse es nicht, auch hier auf die auffallende Gestaltsveränderung hinzuweisen, welche die Zelle in Fig. 69 in Folge der Ausbildung dieses Strahlenbündels erlitten hat.

In der Regel erfolgt, besonders bei der heterotypischen Theilung, die Ausbildung solcher neuer Strahlen, noch bevor es zu einer so starken Gestaltsveränderung der Tochterzelle, wie in Fig. 79 gekommen ist; man trifft in den Telophasen der heterotypischen Mitose selten so starke Gestaltsveränderungen der Zellen, wie sie die Figg. 79, 80 der homöotypischen Reihe zeigen; wenngleich eine Streckung der Zellform in der Richtung der am meisten in die Länge gewachsenen Fasern auch hier in der Regel sehr deutlich ist, wie z. B. in dem in Fig. 69 abgebildeten Fall.

Die übrigen Parthien des Strahlenschirmes, welche nicht in die Länge wachsen, scheinen während der Verschiebung der Centralkörper ihre Insertion wenig zu ändern. Welche Rolle sie bei diesem Vorgang spielen mögen, weiss ich nicht; man könnte denken, dass sie auf irgend eine Weise die Verschiebung modificiren.

Unter der Annahme, dass das Strahlenbündel, welches in Fig. 69 von den Centralkörpern nach rechts oben abgeht, sich über einem andern Faserbündel ausgebildet hat, welches die rechte untere Ecke der Zelle mit den Centralkörpern in Verbindung setzte und welches in diesem Stadium bereits resorbirt ist, hat sich das Microcentrum in Fig. 69 von der Polstelle aus zu dem Platz, welchen es jetzt einnimmt, in der Ebene des Schnittes hinbewegt.

Es zeigt sich nun aber, dass die Wanderung der Centralkörper der Regel nach keineswegs vom Anfang bis zum Ende in einer einzigen durch die frühere Spindelaxe gelegten Ebene verläuft. Wenn dies der Fall wäre, müsste man stets in einem durch die Spindelaxe gelegten Schnitt, wenn überhaupt in ihm

ein Microcentrum auf seiner Wanderung angetroffen wird, finden, dass das stärkste von ihm ausgehende Strahlenbündel in der Ebene des Schnitts an der Stelle des Pols über den Tochterkern hinwegzieht.

Betrachten wir aber z. B. die obere Tochterzelle der Fig. 81, welche sich nicht wie die untere Zelle in der Schnittebene in die Länge gestreckt hat, sondern in einer Ebene, welche zu dieser ungefähr senkrecht steht. Hier liegt das längste von den Centralkörpern abgehende Faserbündel nicht in der Schnittebene, sondern erstreckt sich aus dieser heraus und zwar unter den Kern hin. Das Microcentrum, welches bereits in der Nähe der neugebildeten Zellwand liegt, wird in dieser Zelle also offenbar weiter verschoben in einer Ebene, die zu der neugebildeten Zellwand ganz oder nahezu parallel steht.

Daraus geht hervor, dass es augenscheinlich nicht genügt, dass die Centralkörper der neugebildeten Zellwand einfach genähert werden; sie müssen auch noch an einer bestimmten Stelle ihr gegenüber zu liegen kommen.

Bei den Mitosen der kleinen Spermatogonien finden wir die Centralkörper am Schluss der Wanderung in der Regel an Stellen, welche zur neugebildeten Zellwand ganz oder annähernd symmetrisch gelegen sind; ebenso liegen sie auch in den in den Figg. 70, 82 abgebildeten Endstadien der heterotypischen und homöotypischen Theilung.

Wenn aber diese Bedingung erreicht werden soll, muss die Bewegung des Centralkörpers, welche zunächst in einer beliebigen Richtung vom Pol weg erfolgte, später offenbar durch das Längenwachsthum von Strahlen, welche nach einer andern Seite hin von dem Centralkörper abgehen, korrigirt werden.

Wenn man die eben geschilderten Vorgänge bei der Centralkörperverschiebung überblickt, muss es auffallen, dass so starke Strahlenbündel überhaupt ausgebildet werden, um so winzige Gebilde, wie die Centralkörper, von der Stelle zu bewegen, von denen nicht angenommen werden kann, dass sie einen irgendwie erheblichen Widerstand leisten. Zur Erklärung dieser Thatsache muss man einmal bedenken, dass die Strahlen, indem sie in die Länge wachsen, meistens nur mit einem Theil ihrer „Propulsionskraft“ auf die Centralkörperverschiebung wirken; zweitens dass die Widerstandsfähigkeit der Zellwand gegenüber den stemmenden

Strahlen augenscheinlich nur ausserordentlich gering ist; diese beiden Umstände zusammen sind es, welche die Ausbildung starker Strahlenbündel erforderlich machen.

In einem auf die Figur 70 folgenden Stadium wird die von den Microcentren ausgehende Strahlung zuerst undeutlich, um schliesslich ganz zu verschwinden. Die Centralkörper bleiben zunächst noch dicht unter der Zellperipherie liegen[1]). Weiterhin rücken sie dann auf das Centrum der Zelle zu. In der obern Tochterzelle der Figur 71 liegt das Microcentrum in der Nähe des Kerns, umgeben von homogen aussehenden Brocken von Sphärensubstanz, wie sie sich schon in Fig. 70 in der Nähe der Centralkörper angesammelt hatten. Die Filarsubstanz hat ein unregelmässig welliges Aussehen; irgend eine bestimmte Anordnung um die Centralkörper ist nicht zu konstatiren.

Im folgenden will ich zusammenfassen, was über Verlagerung der Centralkörper, bezw. Sphären nach Ablauf der Mitose bisher bekannt geworden ist.

Dahingehende Beobachtungen sind zuerst im Jahre 1893 gleichzeitig ausser von mir selbst (29) von Moore (33), Benda (4) und M. Heidenhain (20) beschrieben worden.

Moore (33) und ich (29) haben unabhängig von einander in Tochterzellen der Genitalanlage der Salamanderlarve, bzw. der Spermatogonien des erwachsenen Thieres die Sphären auf den äquatorialen Kernseiten aufgefunden.

Nach Moore (33) beginnen in den Sexualzellen der noch nicht differenzirten Genitallage von Salamanderlarven die Centralkörper nach Ablauf der Mitose sich zunächst zu nähern, wobei sie in die axiale Bucht oder Durchbohrung des Kerns tiefer hineinrücken. In dieser Lage vermochte Moore sie allerdings nicht nachzuweisen; „for the axial bay or perforation in which they ought to exist is filled by astral radiations, which present the appearence of having been sucked in after them“. In einem nächsten Stadium verlassen dann die Centralkörper diesen Platz an der polaren Seite des Kerns: „they reappear immediately, creeping up the cones of fibres which remain directed towards the concavities of the horseshoe-shaped daughther-nuclei.“ Sie wandern dann um die äussere Peripherie des Kerns herum und treten secundär mit der Hauptmasse des Archoplasmas in Verbindung, welche durch Verschmelzung der Spindelfasern auf der äquatorialen Kernseite entstanden ist.

---

1) Eine Abbildung dieses Stadiums ist leider nicht gegeben worden; ich werde dieselbe in einer folgenden Arbeit nachtragen.

Ich habe in meiner Arbeit über die Entstehung ringförmiger Kerne (29), welche etwas später als diejenige Moore's erschienen, aber unabhängig[1]) von ihr entstanden ist, auf Grund von Beobachtungen an den grossen Spermatogonien des Salamanders der Beschreibung Moore's widersprochen. In denjenigen Fällen, wo ich damals kugelige Sphären zu beiden Seiten der neugebildeten Zellmembran fand, handelte es sich um Zellen mit Ringkernen. Die Hauptmasse der Sphäre hat sich in diesen Fällen auf der äquatorialen Kernseite angelegt; von dieser geht zunächst noch ein polwärts gerichteter Fortsatz ab. Indem später dieser Fortsatz zur äquatorialen Hauptmasse einbezogen wird, kommen kugelige Sphären am Gegenpolfeld zu liegen. Ausserdem hielt ich die Entstehung derartiger Lagerungsverhältnisse durch „Drehungen der Theilungsfigur" für möglich.

Benda gab gleichzeitig (4, 1893) an, dass in den Spermatocyten des Salamanderhodens beim Uebergang des Dyasters in das Dispirem ein Durchschlüpfen des Spindelpoles durch die Chromatinmasse erfolge, so dass sich der Pol zwischen Chromatin und Zwischenkörperchen lagert. Ich habe eine derartige Durchwanderung des Microcentrums in den Telophasen der grossen Spermatogonien selbst beschrieben; in den Spermatocyten, bei welchen Benda angiebt, sie beobachtet zu haben, findet jedoch nichts der Art statt; das Verhalten des Microcentrums ist hier vielmehr ein ganz anderes, wie ich oben geschildert habe.

M. Heidenhain theilte gleichzeitig (20, 1893) kurz mit, dass bei Lymphzellen am Ende der Mitose „eine Wanderung der Astrosphäre um den Kern herum" eintritt.

1894 (21) beschrieb derselbe ausführlich unter der Bezeichnung „Telophase", welche oben wiederholt Verwendung gefunden hat, eine Phase der Mitose, in welcher Bewegungen von Microcentrum und Kern (Telokinesen) vor sich gehen. Am Ende der Anaphase stehen bei Leukocyten das Microcentrum peripher und der Kern central; in der Zellenruhe dagegen liegt das Microcentrum central und der Kern peripher. Die Bewegungen, welche nach Ablauf der Anaphase eintreten, führen dazu, die charakteristische Ruhelage von Microcentrum und Kern herzustellen.

Im einzelnen fallen diese Bewegungen verschiedenartig aus. „Entweder weicht der Kern von seiner Anfangsstellung an gerechnet im Sinne der Zellenaxe an die entgegengesetzte Wand der Zelle aus und das Microcentrum folgt ihm nach, oder der Kern verharrt im Wesentlichen an seinem ursprünglichen Ort und das Microcentrum wandert um 180° um den Kern herum, oder schliesslich das Microcentrum wandert um einen beliebigen Winkel um den Kern herum, der seinerseits während dessen seitlich bis zu verschiedenem Grade ausweicht, so jedoch, dass schliesslich die Mitte des Kernes, Microcentrum

1) Hierfür kann ich mich auf Flemming 15, pag. 107 Anm. berufen.

und Zellenmitte, auf eine Gerade, die Zellenaxe, zu liegen kommen, wobei der Kern peripher und das Microcentrum central steht.“

M. Heidenhain (22) legt vor allem Werth darauf, dass ihm die „principielle Bedeutung“ dieser Bewegungen zuerst klar geworden sei und zwar auf Grund solcher Betrachtungen, die unter dem Gesichtspunkt des Spannungsgesetzes angestellt wurden.

Das Spannungsgesetz (cf. p. 45 Anm.) ist nach Heidenhain auch während des Ablaufs der Mitose wirksam. Durch die Theilung des Microcentrums wird die während der Zellenruhe vorhandene Gleichgewichtslage gestört, indem nun die eine Hälfte der organischen Radien mit dem einen, die andere mit dem andern Pol in Verbindung steht. Die Tochterradiärsysteme streben einer neuen Gleichgewichtslage zu. Dieser letzteren entspricht die Stellung des Spindelpoles im Monasterstadium. Nach diesem Stadium in den Anaphasen tritt dann eine Wanderung der Pole ein, welche ihren Grund in einer physiologischen Verkürzung der Polfäden hat. Die am Ende der Anaphasen stattfindenden Telokinesen des Microcentrums haben ihre Ursache lediglich in dem möglichst weit fortgeführten Ausgleich der Spannungsunterschiede der organischen Radien, nach dessen Zustandekommen erst wieder die Ruhelage des Mitoms erreicht ist; sie werden wesentlich durch eine Verlängerung der Polfädengruppe und durch eine Verkürzung der am meisten über den Kern hinweg gedehnten Fäden bewirkt. Der verschiedene Gang der mitotischen Schlussbewegungen wird durch verschieden grosse Widerstände des Kernes bestimmt.

Aus den oben von mir mitgetheilten Beobachtungen geht nun hervor, dass ein Spannungsgesetz, wie es M. Heidenhain für die Leukocyten aufstellt, für die Zellen des Salamanderhodens keine Gültigkeit haben kann. Was speziell die Telophasen der Spermatocyten anlangt, so würden nach M. Heidenhain die Strahlen, welche die Telokinese des Microcentrums bewirken, mit denjenigen identisch sein müssen, welche in den Stadien der Figg. 50—55 von den Centralkörpern ausgehen.

Wir haben aber gesehen, dass die Polstrahlung der Figg. 54, 55 schon im Stadium der Tonnenform bis auf wenige Fäserchen verschwunden ist. Dass die Strahlen, welche in den Figg. 63—70 von den Centralkörpern ausgehen, Neubildungen sind, daran kann nicht der geringste Zweifel obwalten.

Davon abgesehen findet, wie ich gezeigt habe, die Bewegung des Microcentrums in den Telophasen der Spermatocyten nicht in der Weise statt, wie es der Fall sein müsste, wenn die von den Centralkörpern ausgehenden Radien contractil wären. Die Centralkörper schieben sich vielmehr unter der Zellperipherie entlang, wofür wir die bedingenden Ursachen oben kennen gelernt haben.

Hinsichtlich der von Heidenhain gegebenen Darstellung der Telokinese aber schliesse ich mich der Kritik Prenant's (40) an, welcher sagt: „En dehors de la constatation des positions variables occupées par les microcentres dans les nombreuses cellules qu'il a examinées, Heidenhain n'apporte aucun fait positif à l'appui de la migration, et le mécanisme qu'il suppose n'a aucune base objective et n'est représenté que par les flèches qui indiquent dans ses schémas le sens de la migration.“

Prenant (40) hat in Tochterzellen aus dem Hoden des Scolopenders nicht nur die Wanderung der Centralkörper, sondern auch, und dieses schon in einer frühern Arbeit (39), ein Structurverhältniss beobachtet, welches ihm geeignet scheint, über die Art und Weise des Mechanismus der Wanderung Aufschluss zu geben. Nach ihm setzt sich der Spindelrest in jeder der Tochterzellen in ein dunkles Band fort, welches sich in einer der Zellen auf die linke, in der andern auf die rechte Kernseite erstreckt. Weiter verlängert es sich von der linken bezw. rechten Seite über die Polstelle des Kerns, um sich schliesslich auf der entgegengesetzten rechten bezw. linken Seite entweder zu verlieren oder sogar bis zum Ausgangspunkt zurückzukehren, indem es auf diese Weise den Kern mit einem fast vollständigen Ringe umgiebt. Prenant macht nun darauf aufmerksam, dass, wenn die Microcentren in jeder Tochterzelle bei ihrer Bewegung um den Kern den Weg verfolgen, der durch das den Kern umgebende Band vorgezeichnet ist, sie dann schliesslich genau in diejenige Stellung kommen, welche sie am Schluss der Telokinese einnehmen.

Moore (34) beschreibt, dass in Hoden von Elasmobranchiern nach Abschluss der Mitose die Centralkörper über die Oberfläche des Kerns entlang einer Furche aequatorialwärts wandern; wenn sie einen Punkt mitten zwischen der polaren und aequatorialen Kernoberfläche erreicht haben, bewegen sie sich von der Kernmembran fort gegen die Zellperipherie zu.

2. Die zweite, homöotypisch verlaufende Reifungstheilung.

Die zweite homöotypisch verlaufende Reifungstheilung schliesst sich an die erste heterotypische an, ohne dass ein eigentliches Ruhestadium des Kerns durchlaufen würde, sondern dieser tritt aus dem Dispiremstadium von neuem in Mitose. Indem sich die chromatischen Fäden auflockern, wird zunächst die im Dyaster der heterotypen Form aufgetretene Längsspaltung, welche während des folgenden Dispiremstadiums undeutlich geworden war, von neuem wieder sichtbar.

Während der ersten Entwicklungsstadien der jungen Spindel liegen die Schwesterfäden jedoch meist noch völlig aneinander (Fig 72). Weiter aber ergiebt sich als ein Unterschied gegen-

über der heterotypischen Mitose, „dass an den Segmenten nicht auf längere Dauer die Enden der Spaltfäden verschmelzen und zusammenhängende Schlingen entstehen, sondern dass die Spaltfäden rasch völlig getrennt werden", noch bevor dieselben im Aequator der Spindel eingestellt sind. In diesem finden wir die 24 Segmenthälften regelmässig bereits völlig der Länge nach von einander separirt (Fig. 73). In der Aequatorialgegend ververweilen sie dann nach ihrer weitern Entfernung von einander noch längere Zeit, ehe sie sich zu den Tochtersternen ordnen (Fig. 74).

Diese frühzeitige völlige Längstrennung der Schwesterfäden von einander, ist bereits von Flemming (13) beschrieben und als ein Hauptkennzeichen der homöotypischen Mitose hingestellt worden. Es fragt sich nun aber, wie sich unter solchen Umständen der Theilungsmechanismus gestaltet; würde jeder Zusammenhang zwischen den Spalthälften fehlen, so würde ihre Einstellung in die Aequatorialebene überhaupt nicht möglich sein.

In der That zeigt sich, dass die der Länge nach völlig getrennten Schwesterfäden noch durch einen achromatischen Faden (eine Lininfaser) verbunden sind, welche sich von Schleifenwinkel zu Schleifenwinkel herüberspannt (Figg. 73, 74). Ausnahmsweise ist noch ein zweiter derartiger Faden zwischen zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Schwestersegmente vorhanden.

Diese Fäden werden nun im Verlauf der Mitose zuerst angespannt und später gedehnt. Dadurch erklärt es sich, wie die Spalthälften, trotzdem sie der Länge nach völlig getrennt sind, dennoch in den Aequator der Spindel eingestellt werden und nach ihrer weitern Entfernung von einander noch längere Zeit in dessen Nähe verharren können.

Man könnte daran denken, die hier beschriebenen Fäden, welche bei der homöotypen Mitose die Tochterchromosomen verbinden, den von van Beneden (3) und Boveri (6) bei Ascaris beschriebenen Verbindungsfäden (filaments réunissants) analog zu setzen. Sie unterscheiden sich jedoch von den letzteren dadurch, dass sie nicht die auseinanderweichenden Enden, sondern die Schleifenwinkel der Tochterelemente verbinden und dass sie eine hervorragende mechanische Bedeutung besitzen, welche für die filaments réunissants wenigstens nicht klar zu Tage liegt.

Die Anaphasen der homöotypen Mitose sind (Flemming) mit Bezug auf das Verhalten des Chromatins denen der heterotypischen ähnlich mit Ausnahme davon, dass die zweite Längsspaltung hier fehlt.

Was das Microcentrum und die Sphäre anlangt, so ist hier zunächst zu erwähnen, dass es zwischen der ersten und zweiten Reifungstheilung nicht zur Rekonstitution einer kompakten Sphäre, wie sie in der Fig. 41 vorliegt, kommt. Man findet statt dessen eine verschieden grosse Zahl homogen aussehender Ballen und Brocken von Sphärensubstanz, neben oder zwischen welchen die Centralkörper liegen.

Mit Bezug auf die achromatische Figur der Mitose kann ich mich kurz fassen, da ihr Verhalten mit demjenigen bei der heterotypischen Theilung ziemlich genau übereinstimmt. Im Beginn der Mitose rücken die Centralkörper, indem sie durch eine Strahlung mit der Zellperipherie in Verbindung treten auf den Kern zu; hinsichtlich der folgenden Stadien ist als Abweichung von der heterotypischen Theilung zu bemerken, dass die Centralspindel häufig bereits sehr beträchtlich herangewachsen ist, bevor es zur Auflösung der Kernmembran kommt. Die weiteren Stadien bieten nichts abweichendes; jedoch ist das in den Anaphasen erfolgende Wachsthum der Centralspindelfasern verhältnissmässig viel stärker als bei der heterotypischen Mitose (Figg. 75, 76). Die Ausbildung des Strahlenschirmes um die Centralkörper und die Verschiebung der letzteren in den Telophasen verlaufen in diesen Zellen ebenso wie dort; die Gestaltsänderungen der Zellen in der Richtung der längsten von den Centralkörpern ausgehenden Strahlen sind besonders ausgesprochen. Fig. 82 stellt ein Endstadium der Centralkörperverschiebung nach Abschluss der homöotypen Mitose dar, in welchem die Microcentren annähernd symmetrisch zur neugebildeten Zellmembran liegen; das weitere Verhalten der Centralkörper in der „Spermatide" werde ich in einer folgenden Arbeit auseinandersetzen[1]).

---

1) Vergl. übrigens hierzu die Anmerkung auf pag. 70.

V. Zur Reductionsfrage im Salamanderhoden.

Gemäss der Beschreibung, welche ich oben von dem Verlauf der Reifungstheilungen im Salamanderhoden gegeben habe, ist hier für eine Reductionstheilung im Weissmann'schen Sinne ebenso wenig Platz wie nach Brauer (8) bei Ascaris und nach Moore (34) bei Elasmobranchiern. Beide Theilungen, die heterotypische sowohl wie die homöotypische sind, wie es schon die Flemming'sche Darstellung (13) zeigt, Aequationstheilungen; in beiden werden gleichwerthige („identische") Chromosomen auf die Pole vertheilt.

Was zunächst die heterotypische Mitose anlangt, so habe ich im Anfang eine Zeitlang geglaubt, an die Möglichkeit denken zu müssen, dass hier eine Reductionstheilung vorliegt: indem nämlich die an den Enden mit einander verklebten Doppelfäden, ohne eine Umformung zu erleiden, so über die Spindel gezogen würden, dass die verklebten Fadenenden im Stadium der Tonnenform den Polen zunächst zu liegen kämen.

Eine genaue Verfolgung der Anheftung der Chromosomen an die Spindel hat mir jedoch die Richtigkeit der Flemming-schen Beschreibung völlig bestätigt, nach welcher die durch die Längsspaltung entstandenen Schwesterfäden auf die beiden Pole vertheilt werden. Beweisend ist in dieser Hinsicht z. B. die Fig. 55, in welcher an mehreren Fädenpaaren die Endverklebung der Fäden ausgeblieben ist; man erkennt ohne weiteres, dass nicht diese Enden, sondern die Mitten der Schwesterfäden es sind, welche zu den Stellen der polaren Umknickungen werden.

Die Tochterschleifen der heterotypischen Mitose zeigen nun bereits im Dyaster die von Flemming entdeckte zweite Längsspaltung, welche jetzt allgemein als Vorbereitung für die nächstfolgende Mitose aufgefasst wird.

Diese Längsspaltung wird im folgenden Spiremstadium zunächst wieder undeutlich, tritt dann aber aufs neue beim Eintritt in die zweite Reifungstheilung hervor, durch welche die Schwesterfäden auf die beiden Pole vertheilt werden. Die zweite homöotypisch verlaufende Reifungstheilung ist also ebenfalls eine Aequationstheilung.

Wir können demnach beim Salamander, wie bei Ascaris (Brauer) und Elasmobranchiern (Moore) höchstens davon

sprechen, dass in den Theilungen der Reifungsperiode (in Folge des Ausfalls eines Ruhestadiums zwischen ihnen) eine Herabsetzung der Chromatinmasse erfolgt[1]).

Dem steht die bereits oben kurz referirte Beschreibung vom Rath's (42) entgegen, nach welcher im Salamanderhoden eine echte Reduction im Weissmann'schen Sinne vorhanden sein soll, welche an die hier auftretenden, zuerst von Flemming (13) beschriebenen Vierer geknüpft ist.

Flemming hat Gruppen von zu vieren angeordneten Chromatinkugeln nur in einem Hodenlappen in vier Cysten beobachtet und, wie schon angeführt, als Anomalien beschrieben; hinsichtlich ihrer Entstehung sagt er, dass in den bezüglichen Cysten keine Figuren zu finden waren, welche man als zugehörige Knäuel oder Asterformen hätte in Anspruch nehmen können. In einer der Cysten aber fanden sich unmittelbar neben Figuren der beschriebenen Art Mitosen von der gewöhnlichen homöotypischen Form und noch mehrere solche daneben, den Metaphasen entsprechend. „Ich möchte denken", sagt Flemming, „dass die abnormen Theilungen aus derartigen Formen aberrirt haben. Was aus ihnen wird, weiss ich noch nicht, da die Cysten keine Stadien enthalten, die als letzte Anaphasen hieraus anzusprechen wären".

---

1) In (30) habe ich Beobachtungen beschrieben, nach welchen in Frühjahrshoden aus dem Kern der grossen Spermatogonien Chromatin eliminirt wird, welches zum Theil zum Aufbau der Sphäre Verwendung findet. Mit Bezug auf diese Vorgänge habe ich damals die Vermuthung ausgesprochen, dass ihnen unter anderm vielleicht für die der Reifung vorangehende Zahlenverminderung der Chromatinelemente Bedeutung zukommt. Jedoch habe ich eine Elimination von Chromatin nur in den grossen Spermatogonien, in welchen im Spätsommer die Sphäre sich fragmentirt und die Kerne polymorph werden, beobachtet, nicht aber in den mittleren und kleinen Formen derselben. In diesen letzteren beträgt aber, wie ich festgestellt habe, die Schleifenzahl ebenso wie in den grossen Spermatogonien, 24. Die Zahl 12 tritt erst nach Ablauf der Wachsthumsperiode in den Spermatocyten auf. Daraus geht hervor, dass die von mir geschilderte Chromatinelimination nicht für die Herabsetzung der Chromosomenzahl in den Spermatocyten verantwortlich gemacht werden kann; diese letztere dürfte vielmehr entsprechend der allgemeinen Annahme in dem „Ausfall einer Quertheilung bei der Segmentirung eines kontinuirlichen Knäuels" (Rückert) ihren Grund haben.

Haecker (18) sprach nun, wie oben erwähnt, zuerst vermuthungsweise aus, dass die von Flemming beobachteten Vierergruppen als normale Vorgänge in die Reifungsperiode hineingehören. Diese Vermuthung fand vom Rath durch seine Untersuchungen (42) bestätigt.

Nach vom Rath tritt nach den drei Generationen der Spermatocyten Flemming's zunächst eine vierte grosszellige auf, deren Zellen sogar diejenigen der ersten Generation an Grösse wesentlich übertreffen und daher leicht kenntlich sind. Vom Rath nimmt an, dass zwischen der dritten Generation Flemming's und dieser vierten Generation eine längere Ruhephase eintritt, während welcher die Zellen, die durch die schnell aufeinander folgenden Theilungen an Grösse wesentlich eingebüsst haben, sich wieder erholen und wachsen. In seiner Fig. 4 Taf. VII bildet vom Rath (42) eine grosse Zelle, die nach ihm zu dieser vierten Generation gehört, mit grossem Kern „im typischen Ruhezustand" ab.

Die Theilungen der Zellen dieser vierten Generation verlaufen nun in der Hauptsache „nach dem Schema der heterotypen Variante", weichen jedoch von dieser in folgendem Punkte ab.

Wenn bei der Metakinese im Aequator der Durchbruch der 12 Ringe stattgefunden hat und die Schleifen nach den beiden Polen der Spindel angezogen werden, bemerkt man zunächst eine Verdickung der Schleifen. Im Dyaster findet dann die secundäre Längsspaltung der Schleifen statt und diese 24 Schleifen wandeln sich durch Verkürzung jedes Schleifenschenkels auf Kugelform und Durchbruch an der Umknickungsstelle in 48 Kugelchromosomen oder 12 Gruppen von je vier Kugeln um.

Ein Dispirem und nachfolgendes Ruhestadium des Kernes bleibt nun nach vom Rath vollständig aus. In einem gleich darauf folgenden Stadium treffen wir vielmehr die Vierergruppen „in einer eigenthümlichen Umordnung in einer Spindelfigur" an. Vom Rath bildet eine bereits fertige Spindel ab, über welche die Vierergruppen unregelmässig verstreut sind. Während Flemming ein ähnliches Bild als eine Metakinese ansieht und glaubt, dass die Gruppen die Tendenz hätten, sich nach den Polen zu begeben, nimmt vom Rath umgekehrt an, dass die Vierergruppen jetzt erst in die Aequatorialebene rücken. Vom Rath hat häufig Bilder vor Augen gehabt, „in welchen die Vierergruppen derart im Aequator standen, dass aus jeder Gruppe zwei Kugeln nach dem einen Pol der Spindel und die beiden anderen nach dem anderen Pol gerichtet waren". Bei dem nunmehr erfolgenden Auseinanderrücken der beiden Platten nach den Polen der Spindel werden die Vierergruppen in zwei Zweiergruppen zerlegt und jeder Tochterkern erhält 24 Chromosomen und 12 Zweiergruppen. Da nun auf diese (fünfte) Theilung sofort eine zweite (sechste) mit Ueberspringen des bläschenförmigen Ruhezustandes des Kernes erfolgt und zwar senkrecht auf die erste Theilungsebene, werden jetzt die 12

Paarlinge von einander separirt und jeder Tochterkern erhält somit 12 Chromosomen.

Da also vom Rath diese Vierertheilungen als die Theilungen der Reifungsperiode ansieht, glaubt er die vorhergehenden Zellgenerationen, nach ihm vier an der Zahl, als Ursamenzellen zur Vermehrungsperiode rechnen zu müssen. Eine Ruhe- und Wachsthumsphase fällt im Salamanderhoden überhaupt aus, indem die Dyasteren der vierten Generation, aus welchen sich die Vierer bilden, sofort in die erste Reifungstheilung, also aus der Vermehrungsperiode gleich in die Reifungsperiode, eintreten.

Ich habe mich nun durch meine Untersuchungen von der gänzlichen Unrichtigkeit der vom Rath'schen Darstellung überzeugt.

Die Beschreibung, welche ich selbst von der Entwicklung der Geschlechtszellen des Salamanders gegeben habe, steht durchaus mit dem, was wir von anderen Thieren her kennen, im Einklang. Ich habe zunächst das Vorhandensein einer typischen Wachsthumsperiode, allerdings an anderer Stelle, als an derjenigen, wo sie vom Rath gesucht hat, nachgewiesen. Die Existenz einer vierten (vom Rath) heterotypisch sich theilenden Generation kann ich ebensowenig als diejenige zweier darauf folgender Generationen, in welchen Vierergruppen auftreten, anerkennen; denn, wie ich oben auseinandergesetzt habe, und wie es nach meinen Untersuchungen auch Flemming annimmt, treten nach Ablauf der Wachsthumsperiode überhaupt nur zwei Generationen von Spermatocyten auf.

Was zunächst die vierte Generation vom Rath's anlangt, so handelt es sich bei seiner Fig. 4, welche das Ruhestadium derselben darstellen soll, um nichts als um eine wahrscheinlich in der Peripherie des Hodens gelegene grosse Spermatocyte, deren Kern die specifische Osmiumwirkung zeigt; das Kerngerüst ist nahezu unkenntlich geworden, während dagegen die Nucleolen deutlich hervortreten. Eine so veränderte Zelle hat vom Rath als das Ruhestadium einer besonderen vierten Generation abgebildet.

Ich will jedoch zunächst davon absehen, dass die vierte Generation vom Rath's überhaupt nicht existirt, und seine weiteren Angaben über die Entstehung der Vierergruppen und ihre Viertheilung in zwei folgenden Generationen prüfen.

Nach vom Rath sollen die Vierergruppen zuerst im Anschluss an eine heterotype Theilung sich bilden. Hiergegen ist zunächst zu bemerken, dass sie in dem von Flemming beobach-

teten Fall aus der Aequatorialplatte einer homöotypen Mitose durch Anschwellung des Schleifenschenkels auf Kugelform hervorgingen; diese Art der Entstehung habe ich wiederholt bestätigen können.

Andrerseits ist bereits von Flemming eine nach dem Plan der heterotypischen Theilung aufzufassende Tonnenform „mit auffallend kurzen Segmenten“ dadurch entstanden, dass die Chromatinreifen sich stark verkürzt und verdickt haben, beschrieben worden.

In den Dyasteren derselben kann, was Flemming nicht beschreibt, was ich aber vom Rath bestätigen kann, noch eine weitere Verkürzung und Verdickung der Schleifenschenkel bis auf Kugelform und Durchbruch an der Umknickungsstelle zu Stande kommen. Flemming hat auch in Dyasteren mit kurzen Segmenten Längsspaltung gesehen; wenn die Schleifenschenkel zu Kugeln angeschwollen sind, mögen hierdurch, wie es vom Rath beschreibt, Gruppen von je vier Kugeln entstehen.

Jedenfalls besteht aber zunächst die Thatsache, welche nicht in die vom Rath'sche Darstellung passt, dass auch aus den Metaphasen der homöotypen Theilung Vierer entstehen können.

Jedoch will ich von diesen letzteren absehen und zunächst nur die Vierergruppen, welche aus dem Dyaster der heterotypen Mitose hervorgehen, ins Auge fassen. Nach vom Rath gehören dieselben in den Entwicklungscyclus der Samenzellen hinein. Wenn das wirklich der Fall wäre, müsste man sie viel häufiger finden. Man trifft diese aber ebenso wie diejenigen, welche aus homöotypischen Figuren sich ableiten, zu keiner Jahreszeit anders als selten (vergl. Flemming) und, wenn überhaupt, stets nur in vereinzelten Cysten an.

Nach vom Rath sollen diese Vierer, welche aus dem Dyaster einer heterotypischen Generation hervorgehen, durch zwei folgende Theilungen geviertelt werden. Flemming lässt allerdings die Möglichkeit zu, dass die Mitosen mit kurzen Segmenten normale Theilungen im Gefolge haben. Jedoch müsste dies dann offenbar eine homöotype Theilung sein. Ich habe wenigstens niemals im Salamanderhoden Prophasen einer Mitose beobachtet, bei welcher die Chromatinelemente Kugelform gehabt hätten. Tochterkerne mit kugeligen Chromatinkörpern, aus aberrirenden, theils heterotypen theils homöotypen, Theilungen hervorgegangen, sind mir dagegen häufig zu Gesicht gekommen. Niemals aber habe ich

konstatiren können, dass diese Tochterkerne auch nur eine einzige neue Mitose eingehen, während die Dyasteren der „vierten Generation" vom Rath's nach ihm noch zwei (!) Theilungen durchmachen.

Nach meinen Beobachtungen verfallen vielmehr die Töchter sämmtlicher Mitosen, deren Chromatinelemente Anschwellung der Schleifenschenkel auf Kugelform zeigen, mehr oder weniger rasch der Degeneration. Man kann häufig beobachten, dass, während noch derartige Mitosen in einer Cyste ablaufen, ein anderer Theil der Zellen, welcher die Theilung gerade überstanden hat, bereits in Degeneration übergegangen ist.

Als Anomalien geben sich diese Mitosen übrigens auch schon durch ihre überaus häufige Pluripolarität und die verschiedene Grösse der Tochterzellen und Tochterkerne zu erkennen und dadurch, dass eine Theilung des Zellleibes häufig ausbleibt, so dass mehrkernige Zellen entstehen. Gewiss kommen auch bei heterotypischen und homöotypischen Mitosen, deren Chromatin normale Formen zeigt, pluripolare Theilungen vor. Aber bei diesen sind sie sehr selten, während sie bei denjenigen Mitosen, die in Vierer übergehen, ganz gewöhnlich sind.

Nach alledem kann ich nicht anerkennen, dass Mitosen mit zu vieren angeordneten Chromatinkugeln in den Entwicklungscyclus der Samenzellen des Salamanders hineingehören.

Es fragt sich aber doch, ob diesen Theilungen nicht vielleicht noch eine tiefere Bedeutung als diejenige blosser Anomalien zukommt. Hieran glaube ich allerdings denken zu müssen, nachdem Vierergruppenbildung, und zwar als Einleitung zu einer echten Reductionstheilung im Sinne Weismann's, durch vom Rath (41), Haecker (19), Rückert (47) u. a. bei verschiedenen Thieren festgestellt worden ist. Meiner Ansicht nach wäre zu erwägen, ob die jetzt nur noch als Anomalien im Salamanderhoden auftretenden Vierer vielleicht Bedeutung auf früheren Stufen phylogenetischer Entwicklung besessen haben, im Laufe der letzteren aber vielleicht gegen eine andere Art der Reifungstheilung aufgegeben sind.

In dieser Beziehung stehen die Viererbildungen im Salamanderhoden anscheinend auf annähernd derselben Stufe mit eigenthümlichen mitotischen Processen, die ich in jungen eben erst in die Wachsthumsperiode eingetretenen Ovocyten von Salamanderlarven (32) beschrieben habe; Processe, die mit Vierergruppen-

bildung durch Längsspaltung der Chromosomen und darauf folgender Querspaltung einhergingen und mit Degeneration der Ovocyte endigten.

VI. Ueber das Verhalten des Verbindungsstücks des reifen Samenfadens bei der Eisenhämatoxylinfärbung.

Die auf die zweite Reifungstheilung folgende Entwicklung der Geschlechtszellen, die Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen gedenke ich in einer folgenden Abhandlung darzulegen. An dieser Stelle möchte ich nur noch zu der Darstellung R. Fick's (12) über das Verhalten des Verbindungsstücks des reifen Samenfadens bei der Eisenhämatoxylinfärbung eine Anmerkung machen.

R. Fick hat beschrieben, dass bei Anwendung dieser Methode beim Axolotl das ganze Verbindungsstück sich intensiv schwarz färbt. Er hat versucht, „durch weitere Differenzirung zur Darstellung feinerer Details im Verbindungsstück etwa eines oder mehrerer Centrosomen zu gelangen", aber er erhielt „nur eine unregelmässige, meist allerdings von aussen nach innen und von vorn nach hinten fortschreitende totale Entfärbung" desselben. Zunächst wird nach seiner Schilderung das Verbindungsstück dünner, dann konisch mit vorderer Spitze, oder aber die Entfärbung geht in der Mitte schneller vor sich, dann entstehen biscuitähnliche Formen etc. und schliesslich ist das ganze Verbindungsstück entfärbt.

Ich habe die sämmtlichen von Fick beschriebenen Bilder gleichfalls erhalten, finde jedoch, dass beim Salamander eine an der Grenze zwischen Verbindungsstück und Schwanz liegende Partie stets noch einige Zeit, nachdem das übrige Verbindungsstück farblos geworden ist, der Entfärbung widersteht, sodass ich denken möchte, dass hier eine besonders beschaffene Stelle desselben, meiner Ansicht nach der ringförmige Körper Hermann's, vorliegt [1]).

---

1) Was die von Hermann sog. „chromatischen Bestandtheile des Nebenkörpers" in den Spermatiden des Salamanders anlangt, so habe ich nach Niederschrift dieser Arbeit bezüglich ihrer Herkunft feststellen können, dass sie sich von den beiden Centralkörpern der Spermatide direct ableiten. Der eine Centralkörper erfährt ein kolossales Wachs-

Untersuchungsmethode.

Zur Fixirung habe ich vorzugsweise das von Hermann empfohlene Gemisch von Platinchlorid, Osmiumsäure und Eisessig angewandt; ausserdem Flemming'sches Gemisch, Sublimat-Eisessig, Zenker'sche Lösung; letztere hat mir bei den grossen Spermatogonien einige Male recht gute Resultate ergeben. In den Osmiumgemischen wurden die Objecte meist 1—2 Monate belassen und dann häufig noch in toto mit rohem Holzessig weiter behandelt. Einbettung in Paraffin. Aufkleben mit Eiweiss, kombinirt mit Wasser.

Von Färbungsmethoden benutzte ich hauptsächlich die Flemmingsche Dreifachbehandlung und die Eisenhämatoxylinmethode nach M. Heidenhain; letztere für das Studium der kleinen Spermatogonien und Spermatocyten fast ausschliesslich; wobei ich die Vorbehandlung mit schwefelsaurem Eisenammonoxyd an dem mit Osmiumgemischen fixirten Material meist bis auf 6 Stunden ausdehnte; Färbung mit wässerigem Hämatoxylin v. $^1/_2{}^0/_0$ 12—18 Stunden.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bellonci, G., Sui nuclei polimorfi delle cellule sessuali delgi anfibi Bologna 1886.
2. Van Beneden, Ed., Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.
3. Derselbe et Neyt, A., Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. de Belgique, sér. 3, t. 14. 1887.
4. Benda, C., Zellstructuren und Zelltheilungen des Salamanderhodens. Verh. d. anat. Ges. 1893.
5. Bolles Lee, A., La régression du fuseau caryocinétique. La cellule, t. 11, 1895.
6. Boveri, Th., Zellenstudien, Heft 1—3, Jena 1887—90.
7. Derselbe, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, nebst allgemeinen Bemerkungen über

---

thum, durch welches er zu einem grossen kugeligen Körper, der „Mittelstückanlage" und später zu dem „Mittelstück" Hermann's wird; der andere, gleichfalls, wenn auch weniger stark, wachsend, wandelt sich in das Hermann'sche Ringgebilde um. Letzteres lässt jedenfalls nicht, wie Hermann angiebt, die „undulirende Membran" aus sich hervorgehen, sondern dürfte sich in den spätern Stadien der Spermatozoenentwicklung dem „Mittelstück" dicht anlagern und mit ihm verschmelzen.

Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 29, 1895.

8. Brauer, A., Die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42, 1893.
9. Bretland Farmer, J. und Moore, J. E. S., On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear Divisions in Animals and Plants. Anat. Anz. Bd. 11, 1895.
10. Carnoy, J. B., La cytodiérèse chez les Arthropodes. La cellule, t. I, 1885.
11. Drüner L., Studien über den Mechanismus der Zelltheilung Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29, N. F. 22, 1894.
12. Fick, R., Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56, 1893.
13. Flemming, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Theil I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29, 1887.
14. Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Theil II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37, 1891.
15 Derselbe, Zelle. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. III. 1893. Wiesbaden 1894.
16. Derselbe, Ueber die Wirkung von Chromosmiumessigsäure auf Zellkerne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1895.
17. Derselbe, Zur Mechanik der Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46, 1895.
18. Haecker, V., Die heterotypische Kerntheilung im Cyclus der generativen Zellen. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. 6, 1892.
19. Derselbe, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. Ueber die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 41, 1893.
20. Heidenhain, M., Ueber die Centralkörpergruppe in den Lymphocyten der Säugethiere während der Zellenruhe und der Zellentheilung. Verh. d. anat. Ges. 1893.
21. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894.
22. Derselbe, Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. I, 1895.
23. Henneguy, L. F., Leçons sur la cellule. Paris 1896.
24. Hermann, F., Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891.
25. Hertwig, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
26. Hertwig, R., Ueber Befruchtung und Konjugation. Verhandl. der deutsch. zool. Ges., 1892.
27. v. Kostanecki, K., Ueber Centralkörperchen bei karyokinetischer Zelltheilung. Anat. Hefte, 1892, dat. 91.
28. Meves, Fr., Ueber amitotische Kerntheilung in den Spermato-

gonien des Salamanders und Verhalten der Attractionssphäre bei derselben. Anat. Anz., Jahrg. 4, 1891.
29. Derselbe, Ueber eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne und die bei ihnen zu beobachtenden Lagen und Gestalten der Attractionssphäre. Inaug.-Diss., Kiel, 1893.
30. Derselbe, Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44, 1894.
31. Derselbe, Ueber die Zellen des Sesambeins in der Achillessehne des Frosches (Rana temporaria) und über ihre Centralkörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.
32. Derselbe, Ueber eigenthümliche mitotische Processe in jungen Ovocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.
33. Moore, J. E. S., On the relationships and rôle of the archoplasm during mitosis in larval salamander. Quart. Journ. of microsc. sc., vol. 34, 1893.
34. Derselbe, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of microsc. sc., vol. 38, 1895.
35. Nicolas, A., Les spermatogonies chez la Salamandre d'hiver. Compt. rend. de la Soc. de Biologie, 1892.
36. Platner, G., Die Karyokinese bei den Lepidopteren. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. 3, 1886.
37. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889.
38. Prenant, A., Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La cellule, t. 4, 1888.
39. Derselbe, Contribution à l'étude de la division cellulaire. Le corps intermédiaire de Flemming dans les cellules séminales de la Scolopendre et de la Lithobie. Arch. de physiologie, 1892.
40. Derselbe, Sur le corpuscule central. Bull. de la Soc. des sciences de Nancy, 1894.
41. vom Rath, O., Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Aut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40, 1892.
42. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1893.
43. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea Leach. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.
44. Rawitz, B., Centrosoma und Attractionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44, 1894.
45. Derselbe, Ueber den Einfluss der Osmiumsäure auf die Erhaltung der Kernstructuren. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.
46. Reinke, Fr., Zellstudien, Theil II. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44, 1894.
47. Rückert, J., Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, Abth. I, Heft 12, 1894.
48. van der Stricht, O., Contribution à l'étude de la forme, de la

structure et de la division du noyau. Bull. de l'Acad. de Belgique, sér. 3, t. 29, 1895.

49. v. la Valette St. George. Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, 1875.

50. Zimmermann, K. W., Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. d. anat. Ges. 1891.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—V.

Mit Ausnahme von Fig. 1—3 sind sämmtliche Abbildungen der beiden ersten Tafeln, Fig. 4—30, mit Zeiss' homogener Immersion 3,0 (Apert. 1,3) und Ocular 8 unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates (Projection auf den Arbeitstisch) entworfen. Diejenigen der folgenden drei Tafeln, Fig. 31—82, sind dagegen mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apert. 1,40) und Ocular 8 (Tubuslänge 17,5 cm, Projection auf Objecttischhöhe) gezeichnet; sie sind daher stärker als die ersteren (Fig. 4—30) vergrössert. Sämmtliche Figuren (mit Ausnahme der Fig. 39, aus dem Genitalstrang einer ausgewachsenen weiblichen Larve) betreffen Zellen aus dem Hoden des erwachsenen Salamanders.

Tafel I.

Fig. 1. Hoden von Salamandra maculosa, von Ende Juli, nach Fixirung mit Flemming'schem Gemisch. $2^1/_2$ malige Lupenvergrösserung. In den Zipfeln *a* und *e* sind die grossen Spermatogonien, in der Parthie *b* des vorderen Lappens die kleinen Spermatogonien, in *c* die Spermatocyten enthalten. Die Lappen *d* beherbergen reife Spermatozoen.

Fig. 2. Spermatogonien mittlerer Grösse nach Beginn der Cystenbildung. Zeiss' System D, Ocular 1. Projection auf den Arbeitstisch. Hermann'sches Gem., Eisenhäm.

Fig. 3. Spermatocysten, mit kleinen Spermatogonien erfüllt, zu einem dickwandigen Bläschen (Cyste) zusammengelagert. Vergrösserung wie bei Fig. 2; dieselbe Färbung.

Fig. 4. Grosse Spermatogonie aus der Parthie *c* des vorderen Lappens (Bindegewebe zwischen den Cysten). Der Kern zeigt mehrfache Chromatinbrocken und ein Lininnetzwerk; im Uebrigen ein helles Innere. Sphäre mit deutlicher Umhüllungsmembran, ohne Trennung in zwei Zonen; lässt eine fädig-netzige Beschaffenheit des Innern erkennen. Centralkörper doppelt. Hermann'sches Gem., Eisenhäm.

Fig. 5. Grosse zweikernige Spermatogonie aus dem vorderen Zipfel *a* des Hodens. Kerninneres durch Niederschläge im Kernsaft diffus färbbar geworden. Grosse Sphäre mit mehrfach unter-

brochener (durchlöcherter) Umhüllungsmembran und mit Aussen- und Innenzone. Letztere von voluminösen Körpern erfüllt; Centralkörper dazwischen nicht erkennbar. Auch die Aussenzone ist nicht homogen, sondern von körnigem Aussehen. Hermann'sches Gem., Holzessig, Dreifachbehandlung nach Flemming. — Auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Berlin 1896 demonstrirt.

Fig. 6. Grosse Spermatogonie im Stadium des Spirems. Sphäre in Scheibenform der Kernmembran angelagert. Strahlung der Zellsubstanz, auf die Sphäre als Ganzes gerichtet. Centralkörper im Innern der Sphäre auseinanderrückend, durch einzelne Fäserchen mit der Sphärenmembran in Verbindung stehend. Die Längsaxe der jungen Spindel bildet einen Winkel mit der Kernmembran. Hermann'sches Gem., Eisenhäm.

Fig. 7, 8. Spermatogonien nach Beginn der Cystenbildung. Hermann'sches Gem., Holzessig, Eisenhäm.

Fig. 7. Sphärenmembran grösstentheils geschwunden. Strahlige Anordnung der Zellsubstanz. Längsaxe der jungen Spindel steht annähernd senkrecht zur Kernmembran.

Fig. 8. Spindel stark gewachsen; trotzdem steht ihre Längsaxe (ausnahmsweise) noch senkrecht zur Kernmembran.

Fig. 9—24. Grosse Spermatogonien.

Fig. 9. Centralspindel im Innern der Sphäre. Sphärenmembran nur erst auf der den Chromosomen zugewandten Seite geschwunden. Mantelfasern. Strahlung in der Zellsubstanz auf die Sphäre als Ganzes gerichtet, noch nicht bis an die Centralkörper verfolgbar. Hermann'sches Gem., Safranin, Delafield'sches Häm.

Fig. 10. Strahlung der Zellsubstanz in directe Verbindung mit den Centralkörpern getreten. Nur ein Centralkörper im Schnitt. Sphärensubstanz an der Peripherie der Spindel. Hermannsches Gem., Holzessig, Dreifachbehandlg.

Fig. 11. Mutterstern (Uebergang zur Metakinese) einer grossen Spermatogonie, abgebildet, um die Entwicklung der Spindel in diesem Stadium zu zeigen. Zenker's Gem., Färbung mit Biondi'scher Lösung nach Drüner (11).

Fig. 12, 13. Uebergänge vom Dyaster zum Dispirem. Centralspindelfasern im Vergleich mit Fig. 11 stark gewachsen. Pole und Tochterkerne in stark peripherer Lagerung. Zelle in 13 stark in die Länge gestreckt. Behandlung bei 12 wie bei 11; bei 13 Hermann'sches Gem., Safranin, Gentiana, Gram'sche Jodjodkalibehandlung.

Fig. 14—24. Tochterringkerne in der in (29) beschriebenen Weise aus Mitose hervorgegangen.

Fig. 14. Telophase einer Tochterzelle. Untere Hälfte des Ringkerns. Centralkörper haben ihre stark periphere Stellung (Fig. 12, 13) aufgegeben und sind durch das Kernloch hindurch, also stär-

ker als der Kern, äquatorialwärts gewandert. Ein Theil der Centralspindelfasern im Zwischenkörperchen zusammengefasst. Ein von der Hauptmasse abgesprengtes Chromosom liegt auf der äquatorialen Kernseite zwischen den Spindelfasern und ist hier zu einem selbständigen kleinen Kernchen geworden. Hermann'sches Gem., Holzessig, Eisenhäm.

Fig. 15. Ringkerne, Tochterknäuelform. Einstellung auf die Mitte des Kernlochs. In der unteren Zelle sind die Centralkörper stärker als der Kern äquatorialwärts gewandert, sodass die Sphäre von vornherein (ohne dass ein Stadium wie Fig. 16, obere Zelle, vorherging) auf der äquatorialen Kernseite entstanden ist. In der oberen Zelle liegt die Sphäre im Kernloch. Hermann'sches Gem., Holzessig, Dreifachbehandlung.

Tafel II.

Fig. 16. Ringkerne; Chromatin im Begriff zum Ruhestand zurückzukehren. In der oberen Zelle sieht man den Ringkern von der Kante; Hauptmasse der Sphäre auf der äquatorialen Kernseite vor dem Kernloch liegend und einen polwärts gerichteten Fortsatz in dieses hineinsendend. Unterer Ringkern gedreht und daher von der Fläche gesehen; Kernloch durch ein kleines Scheibchen (den optischen Querschnitt eines Sphärenfortsatzes) ausgefüllt. Hermann'sches Gem., Beizung mit Kalium hypermanganic., Safranin.

Fig. 17—24. Abweichungen vom gewöhnlichen Verlauf der Mitose; Text pag. 25, 26. In den Fig. 17—19 ist die Theilung des Zellleibes, in den Fig. 20—24 auch diejenige der Sphäre ausgeblieben.

Fig. 17. Dispirem. Tochtersphären und -kerne haben ihre stark periphere Lage aufgegeben. Zellform rund. Sphären noch nicht völlig rekonstituirt, durch einen Körnerkranz gegen die umgebende Zellsubstanz abgegrenzt; füllen die Oeffnungen der Ringkerne aus und sind durch die Fasern der kontrahirten Centralspindel miteinander, durch die Polstrahlung mit der Zellperipherie verbunden. Hermann'sches Gem., Safranin, Delafield'sches Häm.

Fig. 18—24. Das Chromatin der Tochterkerne, welches in sämmtlichen Figuren zum Ruhezustand zurückgekehrt war, ist in den Zeichnungen nicht wiedergegeben worden.

Fig. 18. Sphären völlig rekonstituirt, die Oeffnungen der Ringkerne ausfüllend. Hermann'sches Gem., Dreifachbehandlung.

Fig. 19. Sphären aus den Oeffnungen der Tochterkerne auf die äquatorialen Kernseiten herausgerückt. Zenker's Lös., Färbung mit Biondi'scher Lös. nach Drüner.

Fig. 20—24. Sphärensubstanz ungetheilt geblieben.

Fig. 20, 21. Sphäre von der Form eines Stabes, auf welchen die beiden Ringkerne wie zwei Räder auf ihre Axe ausgestreckt sind.

In Fig. 21 zeigt dieser Stab in der Mitte zwischen den beiden Kernen eine Anschwellung. Hermann'sches Gem., Holzessig, Dreifachbehandlung.

Fig. 22. Sphäre zu einem auf dem Längsschnitt ovalen Gebilde abgerundet. Hermann'sches Gem., Dreifachbehandlung.

Fig. 23. Sphäre zwischen den Tochterkernen liegend, in das Loch des oberen einen dicken Fortsatz hineinsendend. Hermann'sches Gem., Holzessig, Dreifachbehandlung.

Fig. 24. Sphäre in Kugelform zwischen den Tochterringkernen an den Gegenpolseiten beider. Hermann'sches Gem., Dreifachbehandlung.

Fig. 25—30. Besonderheiten der Telophasen, wie sie in einem Theil der grossen Spermatogonien und besonders derjenigen mittlerer Grösse zu beobachten sind, Tochterringkerne.

Fig. 25, 26. Spermatogonien mittlerer Grösse. Hermann'sches Gem., Eisenhäm.

Fig. 25. Oberer Tochterkern so weit gedreht, dass seine Ebene mit der neugebildeten Zellwand einen Winkel von ungefähr 45⁰ bildet. Kern von der Kante gesehen. Starke Polstrahlung, nach links oben abgehend.

Fig. 26. Ringkerne so weit gedreht, dass ihre Ebenen mit der neugebildeten Zellwand einen Winkel von 90⁰ bilden; von der Kante gesehen. Centralkörper, im Kernloch gelegen, stehen einerseits durch Spindelfasern mit dem Zwischenkörperchen, andererseits durch eine Polstrahlung von auffallender Länge und Stärke mit den linken Seiten der Tochterzellen in Verbindung.

Fig. 27, 28. Grosse Spermatogonien. Hermann'sches Gem., Safranin, Gentiana, Gram'sche Jodjodkalibehandlung.

Fig. 27. Ringkerne, um c. 45⁰ gedreht, von der Kante gesehen. Chromatin zum Ruhezustand zurückgekehrt, in der Zeichnung nicht wiedergegeben. Die der neugebildeten Zellwand zunächst liegende Seite der Kernringe verdünnt. Sphären die Kernlöcher ausfüllend.

Fig. 28. Ringkerne um 90⁰ gedreht, im Stadium des Dispirems, von der Fläche gesehen. Kernlöcher nach der Seite der neugebildeten Zellwand hin excentrisch verlagert; von den kegelförmigen Sphären ausgefüllt. Kegelbasis derselben in der oberen Zelle nach unten, in der unteren dem Beschauer zugekehrt. Residuen des Zwischenkörperchens und Centralspindelreste.

Fig. 29. Ringkerne, um 90⁰ gedreht, von der Fläche gesehen. Chromatingerüst zur Ruhe zurückgekehrt. Kernloch stark excentrisch nach der neugebildeten Zellwand hin verlagert. Die dieser letzteren zunächst liegende dünne Seite des Kernringes wird in der linken Zelle ganz von der rekonstituirten Sphäre umlagert: Ringkern mit Ringsphäre. In der rechten Zelle war das Verhältniss der Sphäre zum Kernring nicht

klar zu erkennen. Zwischenkörperchen. Hermann'sches Gem., Holzessig, Eisenhäm.

Fig. 30. Grosse Spermatogonie. Ringkern, dessen éine Seite zu einer dünnen Brücke ausgezogen ist, welche durch die Sphäre hindurchbohrt. Centralkörper in der Sphäre dargestellt. Behandlung wie bei 29.

Tafel III.

Sämmtliche Abbildungen der folgenden drei Tafeln (mit Ausnahme von Fig. 39, Hermann'sches Gem., Safranin, Gentiana, Gram-sche Jodjodkalibehandlung) sind nach Präparaten gezeichnet, welche mit Hermann'schem Gemisch fixirt und, zum Theil nach vorheriger Holzessigbehandlung, nach der Eisenhämatoxylinmethode von M. Heidenhain gefärbt waren.

Fig. 31. Spermatogonie mittlerer Grösse kurz nach Beginn der Cystenbildung; aus einem Sommerhoden (Juli). Sphäre undeutlich abgegrenzt.

Fig. 32. Kleine Spermatogonie aus einem Winterhoden (Februar), Sphäre scharf konturirt, aus Innenzone, Aussenzone und Umhüllungsmembran bestehend.

Fig. 33. Zwei Tochterzellen (Spermatogonien mittlerer Grösse, nach Beginn der Cystenbildung); Chromatingerüst des Kerns vollständig zur Ruhe zurückgekehrt. Centralkörper an zwei Stellen symmetrisch zur neugebildeten Zellwand einander gegenüber liegend. In dieser findet sich auf der Verbindungslinie der Centralkörper (oder vielmehr etwas nach oben davon) die Stelle des Zwischenkörperchens, von welchem aus die Reste der Spindelstümpfe sich auf die Centralkörper zu erstrecken.

Fig. 34. Eine der Cystenwand anliegende Reihe von vier Zellen, in welchen die Centralkörper sämmtlich auf derselben (oberen, dem Cysteninnern zugekehrten) Seite der Kerne liegen. In den Wänden zwischen den Zellen, auf der Verbindungslinie ihrer Microcentren, finden sich die Residuen der Zwischenkörperchen, von welchen aus (wie in voriger Figur) Stränge (restirende Spindelstümpfe) auf die Centralkörper zu ziehen. Sphären nicht abgrenzbar.

Fig. 35. Der Schnitt ist parallel der Cystenwand geführt (in der Richtung des Pfeils in Fig. 34, senkrecht zur Ebene der Tafel). Man erkennt, dass die Zellen nicht nur in einer, sondern in mehreren Richtungen durch Spindelstümpfe unter einander zusammenhängen und dass diese auf die Microcentren zu gerichtet sind.

Fig. 36. Dispiremstadium einer kleinen Spermatogonie. Nach Ablauf der Mitose hat sich um die Centralkörper eine Strahlung ausgebildet, welche schirmförmig über die Tochterkerne herüber-

zieht. Diese Strahlenschirme sind, bei Einstellung auf die Centralkörper, im optischen Querschnitt dargestellt.

Fig. 37. Dispirem einer kleinen Spermatogonie. Eine Tochterzelle, in der Ansicht vom Pol aus. Flächenbild des von den Centralkörpern ausgehenden Strahlenschirms.

Fig. 38. Dispiremstadium einer kleinen Spermatogonie. Telokinese des Microcentrums; dasselbe ist bis in die Nähe der neugebildeten Zellwand und des Zwischenkörperchens gelangt.

Fig. 39. Drei Ureier aus der Genitalanlage einer ausgewachsenen weiblichen Salamanderlarve. Sphären durch deutliche Stränge mit einander in Zusammenhang stehend. Centralkörper innerhalb der Sphären nicht dargestellt. Hermann'sches Gemisch, Safranin, Gentiana, Gram'sche Jodjodkalibehandlung.

Fig. 40—43. Zellen der Wachsthumsperiode. Ueber das Chromatingerüst der Kerne ist Text pag. 32 nachzusehen.

Fig. 40. Drei Zellen. Die Sphären (in den beiden nach rechts liegenden Zellen im Schnitt) scharf abgegrenzt, durch „Sphärenbrücken" mit einander zusammenhängend. Ueber die Entstehung der letzteren vergl. Text pag. 34, 35. Zonen der Sphären.

Fig. 41. Innen-, Aussenzone und Umhüllungsschicht der Sphäre. Zwischen Innen- und Aussenzone radiäre Bälkchen. Text pag. 32.

Fig. 42. Sphäre von einer Anzahl unregelmässig angeordneter, durch Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbter Stäbe („Nebenkernstäbe", „Archoplasmaschleifen" ?) durchsetzt. Text pag. 34.

Fig. 43. Drei Zellen, deren Sphären durch Brücken in Verbindung stehen; in der mittleren Zelle nur die Sphäre im Schnitt. Sphären ein helles Innere, in welchem die Centralkörper liegen, und eine dunkle, unregelmässig konturirte Randzone zeigend.

Fig. 44—70. Erste, heterotypisch verlaufende Reifungstheilung. Fig. 44 bis 49 Knäuelstadien derselben.

Fig. 44. Enger feinfädiger Knäuel. Sphäre aus heller Mitte, in welcher die Centralkörper liegen, und einer dunklen Randpartie bestehend, welche in Brocken zerfallen ist, die zum Theil noch unter einander zusammenhängen; durch zwei feine Fädchen (Spindelreste) mit den in der Zellwand gelegenen Residuen des Zwischenkörperchens (zwei geschwärzten Körnern) verbunden.

Fig. 45—49. Kerne im Stadium des lockeren Knäuels.

Fig. 45. Sphäre von Stäben durchsetzt, welche durch Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt sind; im übrigen ähnlich, wie in voriger Figur.

Fig. 46. Kern nicht im Schnitt; Sphäre in eine Anzahl von Brocken zerfallen, die zum Theil noch durch dünnere Stränge in Zusammenhang stehen. Ansicht einer ähnlichen Sphäre von oben, wie sie in der rechten Zelle der Fig. 47 in der Seitenansicht dargestellt ist. Sphärensubstanz durch Fädchen (Spindelreste) oben und unten mit der Zellwand verbunden. Stabgebilde wie in Fig. 42 und 45.

Tafel IV.

Fig. 47. Zwei Zellen mit Sphären wie in voriger Figur, deren Substanz im Begriff ist, sich an den Kern anzulagern. In beiden Zellen Schiefschnitte von Stäben, die durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt sind. Die rechte Zelle stand nicht nur mit der linken, sondern auch noch mit zwei anderen (nicht gezeichneten) Zellen durch „Sphärenbrücken“ in Zusammenhang.

Fig. 48, 49. Sphärensubstanz dem Kern dicht angelagert. Concentrische Anordnung der Filarsubstanz um den Kern. In Fig. 49 Polfeldanordnung der Chromosomen.

Fig. 50—54. Fernere Stadien der heterotypischen Mitose. Spaltung und weitere Auflockerung der Chromatinfäden.

Fig. 50. Um die Centralkörper ist eine Strahlung aufgetreten, in Folge dessen der Kern, welcher in den Fig. 48, 49 die Mitte der Zelle einnahm, peripheriewärts verlagert ist. Die Centralkörper haben den für das Stadium der Zellenruhe characteristischen Abstand noch nicht überschritten; von einer Spindel ist noch keine Spur zu erkennen. Die Centralkörper liegen so, dass ihre Verbindung einen rechten Winkel mit der Kernmembran bildet. Brocken von Sphärensubstanz zwischen den von den Centralkörpern ausgehenden Strahlen.

Fig. 51. Centralkörper bereits weiter entfernt, als in der folgenden Fig. 52. Abbildung nur gegeben, um die Lagerung der Sphärensubstanz zu zeigen, welche hier die Basis eines Kegels bildet, an dessen Spitze die Centralkörper liegen.

Fig. 52—54. Die in Fig. 50 von den Centralkörpern ausgehenden Strahlen sind stark in die Länge gewachsen, in Folge dessen der Kern noch weiter verlagert ist und Gestaltsveränderungen an ihm aufgetreten sind.

Fig. 52. Erstes Stadium einer jungen Centralspindel.

Fig. 53. Die Kernmembran zeigt auf der oberen Seite eine starke Einbuchtung (im Microscop als deutliche Delle zu erkennen!). In dieser Einbuchtung liegt die junge Centralspindel.

Fig. 54. Kernmembran auf der oberen Seite eingebuchtet. Centralspindel gewachsen; linker Pol derselben bereits durch Mantelfasern mit Chromatinelementen verbunden.

Fig. 55. Kernmembran geschwunden. Umformung der Chromatinreifen. Beschreibung pag. 40—42.

Fig. 56. Tonnenform der heterotypischen Mitose. Nur vier Chromatinelemente gezeichnet; diese ungleich gross. Um die Pole kaum eine Spur von Strahlung vorhanden.

Fig. 57. Stark bauchige Tonnenform. Die Centralkörper liegen einander näher als in Fig. 56. Nur drei Chromatinelemente gezeichnet. Text pag. 49, 50.

Fig. 58. Chromatinelemente (nur drei gezeichnet) im Aequator getrennt. An der rechten Seite der Spindel liegt ein Reifen, dessen eines (besonders langes) Schenkelpaar noch im Aequator zu-

sammenhaftet. Zweite Längsspaltung. Schlankere Form der Centralspindel.

Fig. 59. Doppelstern der heterotypischen Mitose. Rauhes Aussehen der Spindelfasern (Text pag. 51); diese sind gegenüber Fig. 58 stark gewachsen.

Fig. 60. Ebenso. Während in der Regel die Polstrahlung schon bis zum Stadium der Fig. 56 verschwindet, ist hier am oberen Pol ein starkes Faserbündel übrig geblieben, welches die Zellwand in Form eines spitz endigenden Divertikels ausgebuchtet hat.

Fig. 61. Doppelstern. Centralkörper dicht unter der Zellperipherie. Zelleinschnürung an der linken Seite beginnend.

Fig. 62. Zelleinschnürung weiter fortgeschritten. Die centralen Spindelfasern ununterbrochen zwischen den Polen verlaufend; die peripheren in einer im Ganzen radiären Richtung von den äquatorialen Seiten der Tochterkerne ausgehend.

Tafel V.

Fig. 63—71. Telophasen der heterotypischen Mitose.

Fig. 63. Centralkörper einander genähert, in einiger Entfernung von der Zellperipherie. Um sie herum ist eine starke Polstrahlung aufgetreten, welche in den vorhergehenden Stadien nicht vorhanden war. Aequatoriale Verdickungen der Spindelfasern.

Fig. 64. Lage der Centralkörper wie in Fig. 63. Die von ihnen ausgehenden Strahlen in Form eines Regenschirms angeordnet; polwärts von diesem ein von welligen Fädchen erfüllter halbmondförmiger Raum. Von den Spindelfasern, welche im Aequator enger zusammengefasst sind, gehen einzelne, in der oberen Zelle rechts, in der unteren links, in den von den Centralkörpern ausgehenden Strahlenschirm über.

Fig. 65. Centralkörper wieder weiter von einander und der neugebildeten Zellwand entfernt als in den vorigen Figuren, dicht unter der Zellperipherie liegend. Tochterzellen senkrecht zur früheren Spindelaxe in die Länge gestreckt. Tochterkerne in einer Vacuole.

Fig. 66. Centralkörper noch weiter von einander entfernt als in Fig. 65. Die von ihnen ausgehenden Strahlen verlaufen nicht mehr bogenförmig, sondern gestreckt. Zellen an den linken Seiten konvex vorgebuchtet.

Fig. 67. Centralkörperverschiebung in einer Tochterzelle. Centralkörper, von Strahlenschirm umgeben, links von der Polstelle liegend.

Fig. 68. Centralkörperverschiebung, wahrscheinlich ihrem Ende nahe. Centralkörper auf entgegengesetzten Seiten der beiden Tochterkerne, bereits so weit verschoben, dass ihre Verbindung mit dem Mittelpunkt des Kerns der neugebildeten Zellwand parallel liegt. Zu beachten die auf dem Schnitt verschiedene Gestalt der beiden Tochterzellen. — Fig. 67 und 68 wurden

auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Berlin 1896 demonstrirt.

Fig. 69. Centralkörperverschiebung in einer Tochterzelle. Centralkörper links von der Polstelle liegend; starkes Strahlenbündel nach rechts hin über den Tochterkern hinwegziehend. Gestaltsänderung der Tochterzelle.

Fig. 70. Vorläufiges Endstadium der Centralkörperverschiebung. Centralkörper befinden sich an zwei Stellen, welche ungefähr symmetrisch zur neugebildeten Zellmembran gelegen sind; in ihrer Nähe homogen aussehende Brocken von Sphärensubstanz. Zellen senkrecht zur früheren Spindelaxe in die Länge gestreckt.

Fig. 71. Ein an Fig. 70 sich anschliessendes Stadium (Zwischenstadium zwischen erster und zweiter Reifungstheilung). In beiden Zellen Brocken von Sphärensubstanz rechts neben den Kernen. Centralkörper nur in der oberen Zelle sichtbar, aus ihrer peripheren Lage in Fig. 70 auf das Centrum der Zelle zugerückt. Unregelmässig wellige Anordnung der Filarsubstanz.

Fig. 72—82. Zweite, homöotypisch verlaufende Reifungstheilung.

Fig. 72. Prophase der homöotypischen Mitose bald nach Schwund der Kernmembran. Chromatinschleifen gespalten; paralleler Verlauf der Spalthälften. Von den sämmtlichen Fädenpaaren nur zwei gezeichnet.

Fig. 73. Chromatinelemente im Aequator einer Spindel eingestellt. Spalthälften getrennt. Verbindungsfäden zwischen den Schleifenwinkeln.

Fig. 74. Spalthälften noch weiter von einander entfernt als in voriger Figur. Verbindungsfäden zwischen den Schleifenwinkeln.

Fig. 75. Doppelstern der homöotypischen Mitose. Centralspindelfasern gegenüber Fig. 73 u. 74 gewachsen.

Fig. 76. Ebenso. Centralspindelfasern noch weiter gewachsen. Zelle stark in die Länge gestreckt.

Fig. 77. Doppelstern; Stadium bald nach erfolgter Zelltheilung. Strahlenschirm um die Centralkörper. Tochterzellen rund.

Fig. 78—82. Centralkörperverschiebungen nach Ablauf der Mitose.

Fig. 78. Eine Parthie des von den Centralkörpern abgehenden Strahlenschirms (linksliegend) in die Länge gewachsen. Centralkörper dicht unter der Zellperipherie.

Fig. 79, 80. In den oberen Tochterzellen beider Abbildungen ist ein nach rechts hin von den Centralkörpern abgehendes Strahlenbündel in die Länge gewachsen. (In Fig. 80 Centralkörper selbst nicht deutlich erkennbar.) Zellen in Richtung der Strahlenbündel gestreckt. Untere Tochterzellen zeigen eine auf dem Schnitt von derjenigen der oberen gänzlich verschiedene Gestalt. In der unteren Tochterzelle der Fig. 80 Quer- und Schiefschnitte von Strahlen, welche hier offenbar in einer

Richtung senkrecht zur Ebene der Tafel von den Centralkörpern ausgehen.

Fig. 81. Centralkörper werden in der unteren Tochterzelle in der Ebene der Tafel, in der oberen in einer Ebene senkrecht dazu verschoben. Tochterzellen in entsprechender Weise in zwei zu einander senkrechten Richtungen gestreckt. Text pag. 56, 57.

Fig. 82. Vorläufiges Endstadium der Centralkörperverschiebung; Stadium wie dasjenige der Fig. 70 der heterotypischen Mitose. Centralkörper an zwei Stellen, welche ungefähr symmetrisch zur neugebildeten Zellmembran gelegen sind.

Der feinere Bau der Selachier-Retina.

Von

Ludwig Neumayer,
Assistent für Histiologie an der anatomischen Anstalt in München.

Mit 25 Figuren im Text.

Im verflossenen Jahre publicirte S. Ramón y Cajal (1) in der Zeitschrift „La Cellule" eine umfassende Untersuchung über die Retina der Wirbelthiere, in welcher der spanische Forscher an der Hand der neueren Untersuchungsmethoden eine erschöpfende Darstellung der feineren Structurverhältnisse sowie zahlreiche Details zur Phylogenie der Retina sämmtlicher Wirbelthierklassen unter Ausschluss der Selachier mittheilt.

Mir war im Laufe des vorigen Frühjahres der von der kg. bayr. Regierung zu vergebende Arbeitsplatz an der zoologischen Station zu Neapel überwiesen worden und damit von dieser Seite in liberalster Weise Gelegenheit geboten, unter anderem auch Material zur Untersuchung der Selachier-Retina zu erhalten.

Meine Untersuchungen konnten fast auf alle im Golfe von Neapel vorkommenden Species der Plagiostomen ausgedehnt werden und zwar wurden vornehmlich Exemplare aus den Familien der Mustelinae, Scylliidae, Torpedinidae und Rajidae bearbeitet.

Nach dem Vorgange Cajal's, der in seiner oben erwähnten Arbeit sich der Methylenblaufärbung sowie der Chromosmiumsilberimprägnation bediente, versuchte ich ebenfalls beide Methoden

zur Anwendung zu bringen, musste mich aber nach einigen absolut negativen Versuchen mit dem Methylenblau ausschliesslich auf die Metallimprägnation beschränken, die mir denn auch mit einigen unwesentlichen Modificationen vollauf befriedigende Resultate ergab. Zur Orientirung in der Schichtung und zur Controle der mit der oben erwähnten Methode erhaltenen Resultate wurden auch Präparate mit Hämalaun und Carmin tingirt.

Zur Bezeichnung der Schichten der Plagiostomen-Retina konnten ohne weiteres die von Cajal gebrauchten Namen verwendet werden, die, wie C. hervorhebt, das Gute haben, dass sie nicht von vornherein ein Vorurtheil über den Ursprung oder die Funktion der retinalen Elemente erwecken.

Die Schichten sollen daher wie folgt benannt werden:

I. Epithel- oder Pigmentschichte.
II. Schicht der Stäbchen- und Zapfen-Zellen.
III. Schicht der Körner der Sehzellen.
IV. Aeussere plexiforme Schichte.
V. Schicht der horizontalen Zellen.
VI. Schicht der bipolaren Zellen.
VII. Schicht der amakrinen Zellen.
VIII. Innere plexiforme Schicht.
IX. Ganglienzellenschicht.
X. Opticusfaserschicht.

Die Membrana limitans interna und externa zähle ich mit Cajal nicht als unabhängige Zonen, sondern sie werden als in Beziehung zu den Müller'schen Stützfasern stehend, zu diesen gerechnet und mit denselben behandelt werden.

I. Epithel- oder Pigmentschicht.

Die Membrana pigmenti zeigt an Präparaten, die mit Sublimat oder Zenker'scher Flüssigkeit fixirt wurden, eine durchschnittliche Dicke von 10 μ und wird gebildet aus einer einfachen Reihe etwa 10—15 μ breiter Zellen, deren Innenseite in fingerförmige Fortsätze ausgezogen ist, welche sich zwischen die Aussenglieder der Stäbchen- und Zapfen-Zellen einschieben. Diese Verhältnisse kommen durch die Golgi'sche Methode oft sehr schön zur Anschauung. Man sieht nämlich die Zellen der Pigmentschicht hellgelb tingirt und ihre ebenfalls gelblich gefärbten Fortsätze zwischen die dunkelbraun oder schwarz gefärbten

Aussenglieder des Neuroepithels eindringen. Der Kern dieser Zellen ist gross, chromatinreich und wie bei den höheren Wirbelthieren mehr nach aussen gelagert. Bei den von mir untersuchten Präparaten finde ich das Pigment in Form zahlreicher, kleiner schwarzbrauner Kügelchen, welche gegen die Innenzone zu gelagert sind; auch zwischen den Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen finden sich vereinzelt Pigmentkörner, die von den Pigmentzellen aus in deren Fortsätze eingewandert zu sein scheinen.

Die Anlagerung der Aussenglieder der Stäbchen- und Zapfen-Zellen an die Zellen der Pigmentschichte ist eine sehr innige, da bei Lostrennung des Pigmentepithels von der Retina sehr häufig die Aussenglieder der Stäbchen- und Zapfen-Zellen sich von den Innengliedern trennen und mit der Epithelschichte zusammenhängend gefunden werden.

II. Schicht der Sehzellen und III. deren Körner.

Die Länge der Aussen- und Innenglieder der Stäbchen-Zellen beträgt im Mittel bei den Plagiostomen 40 μ. Die Aussenglieder übertreffen die Innenglieder bedeutend an Länge und zwar, wie W. Krause (2) richtig angibt, um das Dreifache.

Die Neuroepithelschicht wurde vor W. Müller als nur aus einer einzigen Art von Zellelementen, den Stäbchen-Zellen, bestehend erklärt. Erst durch die Untersuchungen W. Krause's wurde mit Sicherheit erwiesen, dass das Vorkommen einer einzigen Art von Sehzellenstäbchen bei den Haien kein allgemeines ist, was W. Müller (5) selbst für die Retina von Mustelus nachweist, die wenigstens in den vorderen Abschnitten zweierlei Elemente besitzt.

Mit der Chromsilbermethode nun können die von W. Müller und nach ihm namentlich durch W. Krause bestätigten und erweiterten Befunde dahin präcisirt werden, dass die Sehzellenschicht bei den Plagiostomen ebenso wie bei allen Vertebraten als aus Stäbchen- und Zapfen-Zellen zusammengesetzt zu betrachten ist, wozu noch keulenförmige Fortsätze gewisser bipolarer Zellen kommen: die nach ihrem Entdecker benannten Landolt'schen (6) Keulen.

Die Stäbchen aller von mir untersuchten Selachier präsentiren sich bei Färbung mit der Golgi'schen Methode als schlanke, in ihrem äusseren Theile geradlinig verlaufende Gebilde, welche in der Regel am Aussen- und Innenglied je eine deutlich erkennbare Verdickung aufweisen. Die erstere (Fig. 1 und 2 *a*) ist nicht

immer zu beobachten und entspricht der zwischen den Fortsätzen des Pigmentepithels eingelagerten Parthie des Stäbchens; die zweite, innere Verdickung (Fig. 1 und 2 *b*), welche constant gefunden wird, zeigt eine ellipsoide oder mehr kugelförmige Configuration und enthält nach W. Krause (2) ein grobkörniges Stäbchenellipsoid.

Die Stäbchenkörner (Fig. 1 und 2 *c*), nach innen von der Membrana limitans externa gelegen, färben sich mit der angewandten Methode hellgelb oder kaffeebraun, während das dieselben umgebende Protoplasma dunkler tingirt wird. Die Stäbchen-Zellen erscheinen an derjenigen Stelle, an welcher die Körner liegen, kugelig aufgetrieben oder spindelförmig verdickt.

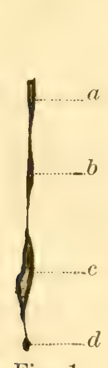


Fig. 1.
Stäbchen-Zelle aus der Retina von Mustelus laevis. *a* Aussenglied, *b* Innenglied, *c* Stäbchenkorn (der Kern ist im Präparat hellbraun gefärbt), *d* Knopfförmige Endigung der Stäbchenfaser.

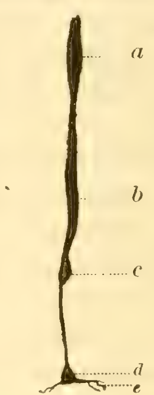


Fig. 2.
Stäbchen-Zelle von Scyllium canicula. *a* Aussenglied, *b* Innenglied, *c* Stäbchenkorn (der Kern ist wie bei Fig. 1 hellbraun tingirt), *d* Endigung des Stäbchenfadens mit basal entspringenden Seitenästen *e*.

Ein interessantes Verhalten zeigen die Stäbchenfüsse. Wie aus den Untersuchungen Cajal's (1) über die Retina der Wirbelthiere bekannt ist, finden sich bei den Fröschen und Vögeln an den Füssen der Stäbchen-Zellen mehrere kurze, divergente Ausläufer, welche in der äusseren Oberfläche der darunter liegenden Schichte frei enden.

Dieselbe Erscheinung zeigen bei den Plagiostomen zwar nicht alle Stäbchen-Zellen, wohl aber kann dieselbe an ungefähr der Hälfte beobachtet werden. Bei der einen Form findet sich das innere Ende der Stäbchen-Zelle in der bekannten, auch beim Menschen beobachteten Weise einfach kugelig verdickt (Fig. 1 *d*).

Die zweite Stäbchen-Zellenart (Fig. 2) weist ebenfalls eine dasselbe gegen Innen abschliessende Verdickung auf, welche eine annähernd dreieckige Form mit nach aussen gekehrter Spitze hat; von der gegen die äussere plexiforme Schicht gerichteten Basis entspringen zwei bis drei sich noch mehrfach theilende Aestchen (Fig. 2 *e*), die sich an der Bildung dieser Schichte betheiligen.

Die Zapfen-Zellen (Fig. 3) sind etwa um ein Drittel kürzer als die Stäbchen-Zellen und haben ein dickes, plumpes Aussenglied (Fig. 3 *a*), das theils gerade, theils wenig gebogen verläuft. Aussen- und Innenglied sind nicht scharf voneinander zu trennen; in der Regel ist letzteres bei der Golgi'schen Färbung nur durch die allmählich zunehmende Verbreiterung zu erkennen. Der Kern (Fig. 3 *b*) der Zapfen-Zellen liegt nach innen von der Membrana limitans externa, an diese unmittelbar angrenzend und ist meist durch eine hellere, kaffeebraune Färbung erkenntlich. Die Zapfenfaser (Fig. 3 *c*) verläuft gleichförmig dick nach innen oder verbreitert sich gegen das Ende kolbenförmig. Die Endigung erfolgt in der plexiformen Schichte mit einem aus wenigen Aestchen gebildeten Telodendrion (Fig. 3 *d*), welches sich horizontal ausbreitet und freie Endigung aufweist.

Fig. 3
Zapfen-Zelle aus d. Retina von Scyllium canicula. *a* Aussenglied, *b* Innenglied; schraffirt ist der ellipsoide Kern, der bei der Golgi'schen Färbung kaffeebraun erscheint, *c* Zapfenfaser, *d* basale Fortsätze des verdickten Zapfenfaserendes.

Auch bei den Plagiostomen kann man vielfach dieselbe Erscheinung beobachten, die Cajal (1) bei den höheren Wirbelthieren beschreibt, dass der Fuss der Zapfen sich viel tiefer in die plexiforme Schicht einsenkt als die Stäbchenenden und so bis zur unteren Grenze dieser Zone gelangt.

Was das Zahlenverhältniss zwischen Stäbchen- und Zapfen-Zellen bei den von mir untersuchten Selachiern betrifft, so scheint es allerdings, als ob die Stäbchen-Zellen an Zahl überwiegen, doch glaube ich auf Grund der Golgi'schen Methode allein diese Frage einer definitiven Entscheidung nicht unterstellen zu können.

IV. Aeussere plexiforme Schichte.

Diese Schichte wird, wie bekannt, aus einem reichverzweigten Plexus von Protoplasmafortsätzen und nervösen Endverzweigungen gebildet, welche Zellen der benachbarten Regionen entstammen. In dieser Zone finden sich auch die knopf- und büschelförmigen Endigungen der Stäbchen-Zellen, die hier den äusseren Endverzweigungen gewisser bipolarer Zellen gegenüberliegen und zwar in der Weise, dass meist eine Gruppe von etwa 8—10 dieser Neuroepithelien mit einer bipolaren Zelle in Contact tritt. In derselben Region endigen die Zapfen-Zellen sowie die zu denselben in Beziehung tretenden bipolaren Zellen, von denen jeweils eine je einer Zapfen-Zelle gegenüber liegt. Cajal gründet auf die in verschiedenen Schichten dieser Zone erfolgenden Endigungen der Zapfenfüsse einerseits, der Stäbchenfüsse andererseits eine Theilung der plexiformen Schichte der Teleostier in zwei übereinanderliegende Unterabtheilungen; bei den Plagiostomen enden allerdings auch die meisten Stäbchenfüsse im äusseren Bezirke der plexiformen Schichte, ebenso eine grosse Anzahl der Zapfen-Zellen in deren innerem Theile, doch zeigt eine genaue Durchsicht der Präparate zur Evidenz, dass viele Stäbchen-Zellen tiefer und Zapfen-Zellen hingegen auch in den äussern Parthien endigen, so dass hier eine Zweitheilung dieses Stratums in diesem Sinne nicht angängig erscheint. Für die hier zu besprechenden Fische gilt vielmehr der Satz, dass Stäbchen- und Zapfen-Zellen in allen Höhen der plexiformen Zone enden und dass infolgedessen auch die mit deren Endigungen in Contiguität tretenden bipolaren Zellen, d. h. deren äussere Telodendrien in allen Höhen der betreffenden Schichte angetroffen werden können.

Einen wesentlichen Antheil an der Bildung der plexiformen Zone nehmen auch jene bipolaren Zellen, welche in die Schichte der Stäbchen- und Zapfen-Zellen einen unter dem Namen Landolt-sche Keule bekannten Fortsatz senden. Diese Zellen geben regelmässig in dieser Höhe sich vielfach verästelnde Verzweigungen ab; in vielen Fällen liegen auch die Kerne der Zellen hier.

Einen weiteren Bestandtheil der Schichte bilden grosse Zellen mit mächtigem, schwarz- oder dunkelbraun tingirtem Zellleib, deren weithin verzweigte Fortsätze horizontal verlaufen und zahlreiche Varicositäten aufweisen. Es besteht wohl kein Zweifel,

dass es sich hier um Horizontalzellen handelt, welche als aus der darunter liegenden Schichte der Horizontalzellen als hierher



Fig. 4. Horizontal-Zelle aus der Retina von Scyllium canicula.

verlagert betrachtet werden müssen; dieselben sollen bei Beschreibung der betreffenden Zone eingehender behandelt werden (Fig. 4).

V. Schicht der horizontalen Zellen.

Die Schicht der horizontalen Zellen wird bei den Plagiostomen von grossen multipolaren Zellen gebildet. Dieselben zeigen bei der angewandten Metallimprägnation eine auffallende Neigung, auf ihrer Oberfläche Niederschläge zu bilden und übertreffen dadurch scheinbar alle übrigen retinalen Zellen an Grösse. Nicht immer imprägniren sich jedoch die horizontalen Zellen vollkommen, vielmehr nehmen sie häufig nur eine gelbe oder bräunliche Färbung an und zeigen dann zwar die Contouren des Zellleibes scharf, während die Fortsätze in ihren entfernteren Parthien nur verschwommen zu erkennen sind. Dieselbe eigenthümliche Reaction zeigen — wenn überhaupt auf die Färbung bei der so überaus verschiedenen Wirkungsweise der Golgi'schen Methode auf die Gewebe Gewicht gelegt werden darf — die Stützelemente des Centralnervensystems bei mehrtägiger Einwirkung der Silberlösung. Dieses Verhalten der Golgi'schen Färbung gegenüber könnte als Stütze betrachtet werden für die früher namentlich von P. Schiefferdecker (7) — die einschlägigen Untersuchungen werden dort citirt — vertretene Anschauung, dass die horizontalen Zellen als Stützelemente zu erklären seien, wogegen nach den neueren Untersuchungen von Cajal und Dogiel die Ansicht mehr Berechtigung zu haben scheint, dass die Zellen auf Grund der von diesen Forschern nachgewiesenen Neuriten als Nervenzellen anzusehen seien.

An dieser Stelle sei hervorgehoben, dass es neben der Wiederholung des ganzen Imprägnirungsverfahrens unbedingt nothwendig ist zur Erzielung brauchbarer Präparate der Plagiostomen-Netzhaut, die Stücke längere Zeit der Einwirkung der Silber-

lösung auszusetzen als es sonst üblich ist und zwar hat sich mir ein etwa vierzehntägiges Verweilen der Objekte im Argent. nitr. bei öfterer Erneuerung der Lösung als am günstigsten erwiesen.

Ramón y Cajal theilt die Schicht der horizontalen Zellen bei den Teleostiern in drei Unterabtheilungen: in äussere horizontale Zellen, mittlere und innere. Diese drei Kategorien von Zellelementen entsprechen von aussen nach innen gezählt der Membrana fenestrata von W. Krause oder den mittleren concentrischen Zellen von Schiefferdecker. Die horizontalen Zellen der zweiten Reihe sind identisch mit der Membrana perforata Krause's oder den inneren concentrischen Zellen Schiefferdecker's. Die Schicht der inneren horizontalen Zellen endlich ist mit jener Zone zu vergleichen, welche Krause wegen der in derselben beobachteten Vacuolen Stratum lacunosum benannte; sie entspricht den kernlosen concentrischen Zellen Schiefferdecker's.

An den mir zur Verfügung stehenden Präparaten der Plagiostomen-Retina ist eine Differenzirung der V. Schichte in diese drei Unterabtheilungen nicht zu erkennen; es scheint vielmehr, als ob die horizontalen Zellen hier ein continuirliches Stratum bildeten, von welchem nur einige wenige Zellen nach aussen, in den unteren Theil der plexiformen Schicht, verlagert sind. Auch ist der Formenreichthum der betreffenden Zellen bei den Selachiern bedeutend geringer als bei den Teleostiern. Am häufigsten konnte ich Formen beobachten, welche sich ihrer Configuration nach eng an die von Cajal als äussere horizontale Zellen beschriebenen Elemente anschliessen. Es sind mächtige, multipolare Zellen



Fig. 5. Horizontal-Zelle aus der Retina von Raja asterias.

(Fig. 4 u. 5), welche an der der äusseren plexiformen Zone zugekehrten Seite eine grössere Anzahl kurzer Aeste aussenden. Dieselben verzweigen sich unter einfacher dichotomischer Theilung oder unter Bildung eines kandelaberartigen Endbäumchens. Die Endzweige dieser Zellen laufen meist spitz aus, in einigen Fällen finden sich auch kleine abschliessende Knöpfchen. Besondere Erwähnung verdient noch, dass auch bei den von mir untersuchten Fischen die Innenseite der besprochenen Zellen keine oder nur sehr spärliche Fortsätze aufweisen.

Einer zweiten Kategorie von Zellen ist die in Fig. 6 dargestellte Form zuzuzählen. Dieselben nähern sich ihrem Baue nach den innern horizontalen Zellen der Knochenfische, bilden jedoch, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, kein selbständiges Stratum, sondern werden in der ganzen V. Schicht zerstreut gefunden. Von einem spindelförmigen und etwas concav nach aussen gekrümmten Zellkörper entspringen oppositipol zwei dicke, sich allmählich verjüngende Ausläufer, welche horizontal verlaufend auf eine weite Strecke hin verfolgt werden können und frei enden. Doch trägt keiner dieser Fortsätze den Charakter eines Neuriten; sie zeigen vielmehr eine Reihe von morphologischen Eigenschaften, welche viel eher auf Fortsätze protoplasmatischer Natur hinweisen: knotenförmige Verdickungen und zahlreiche Varicositäten sowie vielfach Gabelungen des auffallend dicken Hauptstammes.



Fig. 6. Horizontal-Zelle aus der Retina von Pristiurus melanostomus.

Bei den höheren Wirbelthieren wurde bei den horizontalen Zellen ein feiner, weithin ziehender Fortsatz gefunden, welcher entweder lateral von diesen Zellen oder von einem der am meisten peripher gelegenen Fortsätze entspringt. Cajal konnte denselben zwar bei den Teleostiern nicht bis an sein Ende verfolgen, nimmt aber an, dass er mit varikösen Verzweigungen frei in der plexiformen Schicht endige und erklärt denselben als Neuriten.

Auf Grund dieser Angaben Cajal's, die für die Classification der horizontalen Zellen von entscheidender Bedeutung erscheinen, war ich bestrebt, ähnliche Verhältnisse auch bei den Plagiostomen zu finden; es ergab aber eine wiederholte Prüfung meiner Präparate nichts, was nur einigermaassen mit den bei den Teleostiern herrschenden Verhältnissen in Einklang zu bringen gewesen wäre. Ich muss also auch auf Grund dieses negativen Befundes die Entscheidung der Frage, ob die Horizontalzellen der Haie und Rochen ebenso wie die der Teleostier den Nervenzellen oder — was ihrem schon oben hervorgehobenen Verhalten der angewandten Färbung gegenüber ebenso wahrscheinlich erscheint — den Stützelementen zuzurechnen seien, noch offen lassen.

Es ist ja bei der Unsicherheit der Methode nicht von der

Hand zu weisen, dass es sich bei den mir zur Verfügung stehenden Präparaten um einen Defekt in der Imprägnation handelt, wodurch der Neurit nicht zur Darstellung kam oder derart modificirt wurde, dass eine Trennung desselben von den Fortsätzen protoplasmatischer Natur zur Unmöglichkeit wurde. Die bis jetzt allgemein gültige Anschauung ist, dass die mit Axencylinder versehenen horizontalen Zellen dazu bestimmt seien, die transversale Verbindung von entfernter liegenden Gruppen von Sehzellen zu übernehmen. Wie aber eine Fortleitung der Erregung des von den Sehzellen empfangenen Reizes von diesen Zellen centripetal zu den tiefer gelegenen Schichten stattfindet, darüber hat noch keine der zahlreichen Untersuchungen Aufschluss ergeben und erscheint mir daher auch gerade von diesem Gesichtspunkte aus die Annahme noch wenig gesichert, dass es sich bei den besprochenen Zellen wirklich um Nervenzellen handelt.

VI. Schicht der bipolaren Zellen.

In der Schichte der bipolaren Zellen finden sich eine Reihe morphologischer Eigenschaften vereinigt, welche der Retina der Plagiostomen ein besonderes Interesse in vergleichend-anatomischer Beziehung verleihen.

Während sich die bisher betrachteten Schichten der Retina der Haie und Rochen fast in jeder Hinsicht als analog mit der Netzhaut der Teleostier gebaut erwiesen, treten in der zu besprechenden Schichte nervöse Elemente, die bipolaren Zellen mit Landolt'schen Keulen auf, welche bisher nur in höheren Wirbelthierklassen zur Beobachtung gelangten. Diese Zellen, von Cajal bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln nachgewiesen und innere bipolare Zellen benannt, wurden von Landolt zuerst bei den Amphibien gefunden. Er beschreibt dieselben bei Salamander und Triton als feine Fäden, die zwischen den Körnern hervorragen und sich über die Granulosa externa erheben. Den Einbuchtungen der Körner entsprechend tragen dieselben ein längliches, kolbenförmiges Ende. Oft fand L. den Kolben doppelt, d. h. der Faden hatte zwei Anschwellungen, von denen die äussere immer die grössere war. Die innere kann näher der Granulosa liegen; häufig fand sich in dem Kolben auch ein Kern.

Diese bipolaren Zellen nun finden sich bei den Plagiostomen in grosser Zahl und imprägniren sich dieselben mit der Golgi'-

schen Methode sehr leicht. Soviel ich mit Sicherheit feststellen konnte, kommen bei den von mir untersuchten Knorpelfischen zwei Varianten der betr. Zellen vor:

1. Bipolare Zellen, welche mit der von Landolt gegebenen Beschreibung übereinstimmen, d. h. ihr Aussenglied — die sogen. Landolt'sche Keule — hat die Form eines Kolbens (Fig. 7).

2. Bipolare Zellen, deren Aussenglied den Charakter einer Faser hat und in einigen Fällen während ihres Verlaufes Varicositäten aufweist (Fig. 8).

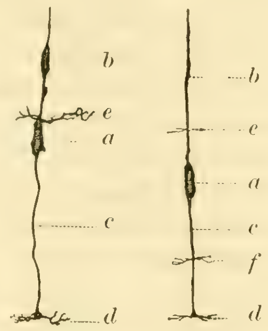


Fig. 7. Fig. 8.
Cajal'sche Zellen von Scyllium canicula. *a* Kern, *b* aufsteigender Fortsatz, *c* absteigender Fortsatz, *d* basale Ausläufer, *e* Ausläufer des aufsteigenden und *f* des absteigenden Fortsatzes.

Der Zellkörper dieser eigenartigen bipolaren Netzhautelemente liegt bei den Plagiostomen theils in der inneren Körnerschichte, theils erscheint er auch nach aussen, in die äussere plexiforme Zone verschoben, in einigen wenigen Fällen konnte ich denselben auch in der Schichte der amakrinen Zellen beobachten. Derselbe hat eine ei- oder spindelförmige Gestalt und besitzt einen grossen, meist unter Einwirkung der Golgi'schen Methode kaffeebraun tingirten Kern, während der denselben umschliessende schmale Protoplasmasaum die gewohnte schwarze Färbung aufweist. Von den beiden Polen des Zellleibes entspringt oppositipol je ein Fortsatz: ein aufsteigender und ein absteigender.

Der aufsteigende, chorioidalwärts gerichtete Fortsatz hat je nach Lage des Zellkörpers (Figg. 7 und 8 *a*) verschiedene Länge. Er imprägnirt sich entweder als feiner, schlanker, mit einigen wenigen Varicositäten versehener Ausläufer; mitunter erscheint er auch als dickerer Stamm. Nach innen von der Membrana limitans externa zeigt sich meist eine spindelförmige Verdickung des aufsteigenden Astes, wodurch es den Anschein bekommt, als ob ein doppelter Kolben vorhanden wäre. Die Endigung des aufsteigenden Fortsatzes erfolgt entweder direct an der Membrana limitans externa oder dieselbe wird noch um weniges — etwa $^1/_3$ der Stäbchenhöhe — überschritten. Die Verlaufsrichtung ist wenig gekrümmt, um eine Anpassung der Faser an die Gebilde der verschiedenen Schichten zu ermöglichen.

Fortsätze werden abgegeben in der äusseren plexiformen Schichte und zwar beiderseits in gleicher Höhe. Dieselben verbreiten sich, eine spärliche Verästelung bildend, und enden frei. Die Mehrzahl dieser Fäserchen hat horizontalen Verlauf, nur einige wenige sieht man diese Richtung ändern und sich nach aussen, gegen die äussere Körnerzone, zuwenden.

Auch unmittelbar nach dem Ursprung gibt der aufsteigende Fortsatz oft schon Seitenäste ab, welche den eben geschilderten in jeder Hinsicht gleichen (Fig. 7 *e*). Die absteigenden Fortsätze weisen mehrfache Varicositäten auf und verlaufen wie die nach oben ziehenden in leichten Krümmungen. Sie durchziehen die innere Körnerschichte und bilden in verschiedenen Höhen der inneren plexiformen Zone ein Telodendrion. Auch sie geben, meist noch in unmittelbarer Nähe des Zellkörpers, ein Paar in gleicher Höhe entspringende Seitenästchen ab. Meist beobachtet man nur ein Paar solcher Fortsätze, doch finden sich auch bipolare Zellen dieser Art, von deren absteigendem Fortsatze jederseits zwei oder drei Seitenäste abgehen und die sich in verschiedenen Höhen der amakrinen Zellschichte und der inneren plexiformen Zone verbreiten (Fig. 8 *d* u. *f*).

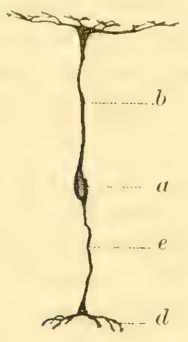


Fig. 9.
Bipolare Zelle für die Zapfen-Zellen aus der Retina von Raja asterias. *a* Kern, *b* aufsteigender, *e* absteigender Fortsatz, *d* basale Verästelung.

Ausser den eben beschriebenen charakteristischen bipolaren Zellen finden sich auch die bei den höheren Wirbelthieren beobachteten zwei Formen der bipolaren Elemente: 1. die bipolaren Zellen für die Zapfen-Zellen oder die kleinen bipolaren Zellen (Fig. 9), 2. die bipolaren Zellen für die Stäbchen-Zellen oder die riesigen bipolaren Zellen (Fig. 10 u. 11). Diese bipolaren Zellen der Selachier weisen im wesentlichen dieselben morphologischen Eigenschaften auf, wie sie durch die Untersuchungen namentlich von Dogiel und Cajal für die Retina der höheren Vertebraten bekannt sind. Der Kern dieser Zellen liegt in der innern Körnerschicht oder an deren Grenze, hat eine ei- oder bohnenförmige Gestalt und hebt sich vielfach stark durch seine hellere Färbung von dem ihn umgebenden, schwarz tingirten Protoplasmasaum ab (Fig. 10, 11 *a*).

Nach aussen von dem Zellleib entspringt der dicke, gerade oder wenig gewunden verlaufende aufsteigende Fortsatz (Fig. 10, 11 *b*), welcher mit seinen Endverzweigungen in Contiguität mit den Stäbchen-Zellen tritt. Während seines Laufes gibt derselbe niemals Seitenäste ab; in der äusseren plexiformen Schichte verbreitet sich der Stamm bei den einen Zellen zu einer blumenkelchartigen Verdickung (Fig. 10 *c*). Von dieser entspringen in gleicher Höhe mehrere dicke Seitenäste, welche während ihres horizontalen

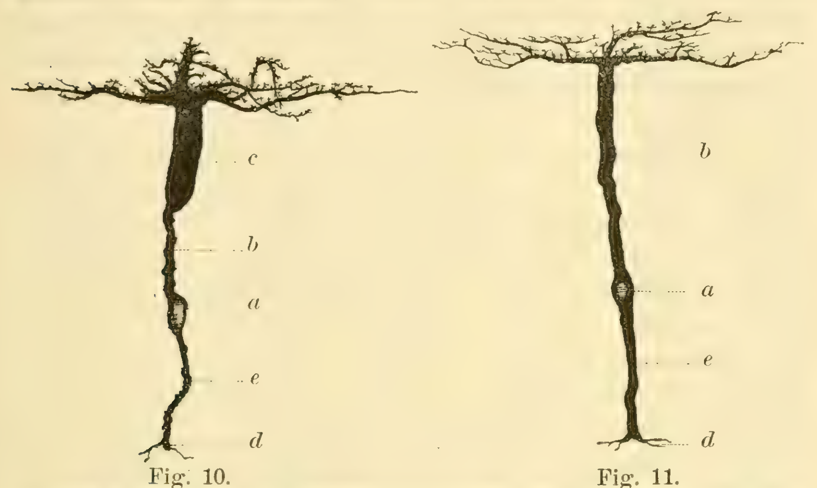


Fig. 10. Fig. 11.
Bipolare Zellen für die Stäbchen-Zellen aus der Retina von Scyllium canicula. *a* Kern, *b* aufsteigender Fortsatz, *c* blumenkelchartige Verdickung des aufsteigenden Fortsatzes, *d* basale Endverästelung, *e* absteigender Fortsatz.

Verlaufes eine grosse Anzahl kleiner, dicker Fortsätze abgeben, die gegen die äussere Körnerschichte zu emporstreben und die kugelförmigen oder mit Endbüscheln versehenen Stäbchenfüsse, frei endigend, umschliessen. Durch die oben erwähnten kelchartigen Verdickungen der aufsteigenden Fortsätze werden jene unten eingehender zu schildernden Einknickungen der Müller-schen Stützfasern in der äusseren plexiformen Schicht bedingt, wie eine solche in Fig. 24 *b* abgebildet ist. Eine zweite Art dieser Zellen hat einen gleichmässig dicken aufsteigenden Fortsatz, von dessen nicht verdicktem Ende die Dendriten in der oben beschriebenen Weise ausgehen (Fig. 11 *b*). Die absteigenden Fortsätze (Fig. 10, 11 *e*) der bipolaren Stäbchenzellen sind den aufsteigenden ähnlich. Sie entspringen den letzteren gegenüber vom unteren Pole des Zellleibes und verlaufen wenig gekrümmt

durch den inneren Theil der inneren Körnerschichte und endigen in der inneren plexiformen Schichte. Hier bildet die Faser ein konisches Fussstück, von dessen nach innen gekehrter Basis seitlich kurze und wenig verzweigte Fortsätze (Fig. 10, 11 *d*) abgehen. Aber nicht alle bipolaren Zellen enden erst in der inneren plexiformen Zone; viele derselben bilden bereits ein Telodendrion in den unteren Parthien der Schichte der bipolaren Zellen, ja in dieser selbst. Diese nach innen zu verkürzten bipolaren Zellen scheinen mit Ganglienzellen in Beziehung zu treten, welche nach aussen gegen die innere Körnerzone zu verlagert gefunden werden — versprengte Ganglienzellen (siehe Schema der Selachier-Retina pag. 98).

Die kleinen bipolaren Zellen (Fig. 9) oder die bipolaren Zellen der Zapfen-Zellen konnte ich bei den Plagiostomen nur in wenigen Fällen genügend imprägnirt erhalten. Sie haben einen in der Schichte der bipolaren Zellen gelegenen kugeligen oder ovalen Zellleib (Fig. 8 *a*), von welchem oppositopal zwei Fortsätze ausgehen, welche im Vergleich zu denen der Stäbchen-Zellen-Bipolaren bedeutend schlanker erscheinen. Der äussere Fortsatz (Fig. 9 *b*) bildet in der äusseren plexiformen Schicht eine flache Endverästelung mit freien Enden, welche mit den ähnlich gebauten Füssen der Zapfen in Contiguität tritt. Diese horizontalen Telodendrien der aufsteigenden Fasern treten immer mit nur je einem Zapfenfuss in Beziehung, während die bipolaren Zellen der Stäbchen-Zellen eine ganze Gruppe dieser — ich kann konnte deren bis 10 zählen — vereinigen.

Der absteigende Fortsatz (Fig. 9 *e*) der kleinen bipolaren Zellen verläuft ebenfalls etwas geschlängelt, verdickt sich am Ende kolbig und bildet hier ein spärlich verzweigtes Endbüschel (Fig. 9 *d*), dessen kurze, plumpe Aeste im inneren Theil der inneren Körnerschichte und in der plexiformen Zone enden.

Nun erübrigt noch eine eigenthümliche Zellform zu beschreiben, welche ich in der Weise, wie Figur 12 zeigt, in der Schichte der bipolaren Zellen, namentlich von Pristiurus melanostomus, sehr schön imprägnirt fand. Ich halte dieselben identisch mit denjenigen Zellen, welche Cajal bei den Teleostiern als sternförmige Zellen mit kleinem Körper beschreibt. Er fand dieselben in der Schicht der Spongioblasten und etwas über

denselben gelegen und hält sie für eine besondere Art von retinalen Elementen. Es sind bei den Teleostiern kleine, etwa 6 bis 10 μ grosse, sternförmige, dreieckige oder rundliche Zellen, deren Körper eine grosse Anzahl Fortsätze aussendet; Cajal unterscheidet unter denselben aufsteigende, absteigende und horizontale.

Ich brauche dieser Beschreibung Cajal's der betr. Zellen bei den Teleostiern wenig hinzuzufügen, um dieselben Elemente bei den Selachiern zu charakterisiren. Von einem abgerundeten oder vieleckigen Zellleibe entspringen meist 7 bis 10 schlanke Fortsätze, welche ich über die Zone der bipolaren Zellen nur selten hinaustreten sah. Diese Ausläufer weisen während ihres geschlängelten Verlaufes an einigen Stellen Varicositäten auf, geben aber niemals Seitenäste ab. Im Gegensatz zu Cajal, der geneigt ist, den aufsteigenden Fortsätzen dieser Nervenzellen den Charakter von Achsencylindern, den absteigenden mehr den von Protoplasmafortsätzen zuzusprechen, konnte ich keinen der mir zu Gesicht gekommenen Ausläufer dieser Zellen bei den Plagiostomen als Neuriten erkennen, woraus sich vielleicht ihre Einreihung unter das System der retinalen Stützelemente ergeben würde.

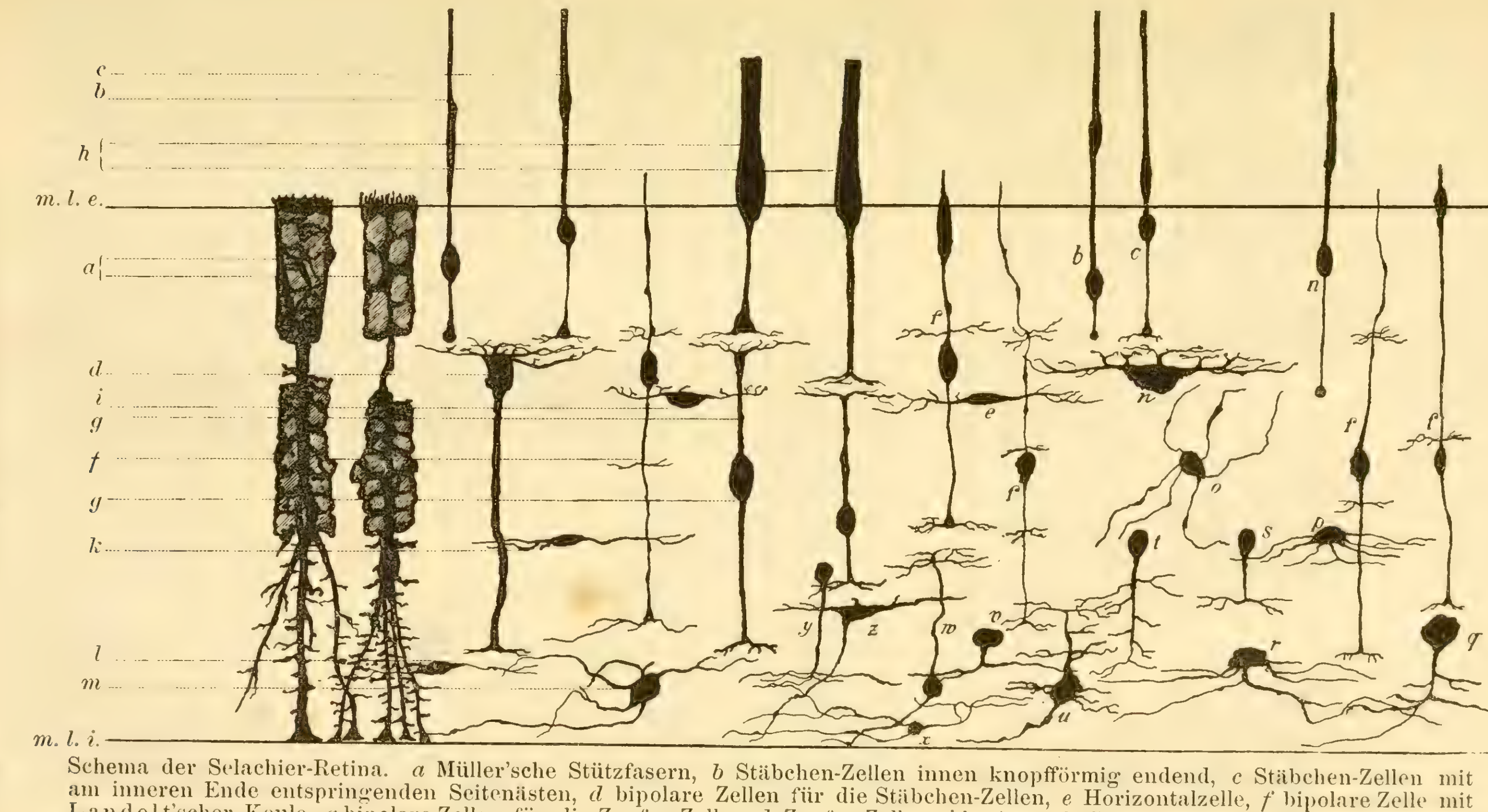


Fig. 12.
Sternförmige Zelle aus der Zone der bipolaren Zellen von Pristiurus melanostomus.

VII. Schicht der amakrinen Zellen.

Von amakrinen Zellen sind durch die Forschungen Dogiel's (8) sowie Cajal's bei den vier oberen Wirbelthierklassen zwei Kategorien bekannt: Zellen wirklich nervöser Natur mit ausgebildetem Neuriten und Zellen ohne einen solchen, die sogenannten Spongioblasten von W. Müller.

Von den ersteren konnte ich bei den Haien und Rochen keine mit Bestimmtheit finden. Zwar schien es, als ob von einigen in dieser Zone liegenden Zellen ein Neurit abgehe und sich den darunter gelegenen Theilen der Retina zuwende, doch musste der Entscheid zweifelhaft bleiben, da die hier in meinen



Schema der Selachier-Retina. *a* Müller'sche Stützfasern, *b* Stäbchen-Zellen innen knopfförmig endend, *c* Stäbchen-Zellen mit am inneren Ende entspringenden Seitenästen, *d* bipolare Zellen für die Stäbchen-Zellen, *e* Horizontalzelle, *f* bipolare Zelle mit Landolt'scher Keule, *g* bipolare Zellen für die Zapfen-Zellen, *h* Zapfen-Zelleu, *i* horizontale Zelle, *k* Zelle der Schicht der amakrinen Zellen, *l* Zelle der inneren Zone der Schicht der amakrinen Zellen, *m* diffuse Ganglienzelle, *n* Horizontalzelle, *o* sternförmige Zelle in der Zone der bipolaren Zellen, *p* amakrine Zelle, *q* Ganglienzelle, *r* diffuse Ganglienzelle, *s*, *t*, *y* amakrine Zellen, *u*, *w*, *x* Ganglienzellen, *v* in der Tiefe liegende amakrine Zelle, *z* nach aussen verlagerte Ganglienzelle, *m. l. e.* mem-embrana limitans externa, *m. l. i.* membrana limitans interna.

Präparaten sich zahlreich findenden Niederschläge sowie vor allem die vielfach verzweigten Müller'schen Stützfasern das Bild ausserordentlich schwer entziffern lassen. Andererseits scheint ihr Vorkommen auch bei den Teleostiern in Frage gestellt, denn Cajal erwähnt, dass es ihm trotz aller Mühe nicht gelang, diese Zellen bei den Cyprinoiden und Perciden zu färben.

Leichter imprägnirten sich hingegen die eigentlichen amakrinen Zellen oder Spongioblasten Müller's und zwar vor allem die amakrinen Schichtenzellen.

Die amakrinen Zellen werden, je nachdem dieselben ihre Endverästelungen in den verschiedenen Höhen der inneren plexiformen Schichte abgeben, bei den höheren Wirbelthieren in fünf Arten eingetheilt. Bei den Knochenfischen wie auch bei den Säugethieren ist es, wie Cajal hervorhebt, schwer, die Endigung in fünf Höhen der inneren plexiformen Schichte nachzuweisen, da dieselben hier sehr nahe aneinander liegen und die innerste, fünfte Zone mehr oder weniger reducirt zu sein scheint; so kommt es, dass also im wesentlichen nur vier Zonen genau von einander getrennt werden können.

Bei den Haien konnte ich nach Durchsicht der mir zur Verfügung stehenden Präparate nur drei Etagen schärfer differen-



Fig. 13.
Zelle der amakrinen Schicht aus der Retina von Raja asterias.

zirt erkennen und theilen sich hier also die Zellen in solche, welche in der äussersten oder ersten, in der zweiten und in der dritten oder innersten Unterschicht vorkommen. In der ersten Unterschicht finden sich Zellen (Fig. 13), welche von einem spindelförmigen Zellleib oppositopol zwei Fortsätze abgeben, die eine horizontale Richtung einschlagen und wenige Seitenäste aussenden. Sehr häufig sieht man diese Ausläufer gegen das Ende hin sich gabelförmig theilen; ihre Endigung erfolgt frei. Diese Zellen schienen in der ersten Unterschichte wenig zahlreich vorzukommen; häufiger fand ich dieselben an der Grenze zwischen innerer plexiformer Zone und den Ganglienzellen, in einigen Fällen auch in diese Zone hinein verlagert.

Eine zweite Zellform, ebenfalls in der ersten Unterschicht gelegen und von Cajal auch bei den Knochenfischen beschrieben, hat einen halbmond- oder bohnenförmigen Zellkörper mit nach



Fig. 14.
Zelle der amakrinen Schicht aus der Retina von Scyllium canicula.

aussen gekehrter Convexität. Von der nach innen gekehrten Seite entspringen eine Reihe feinerer, divergirender Aeste, die, ohne sich weiterhin zu theilen, horizontal oder gegen Innen strahlenförmig verlaufen (Fig. 14).

Die Nervenelemente (Fig. 15) der zweiten Unterschicht haben bei den Plagiostomen einen kolben- oder birnförmigen Körper mit nach aussen gerichteter Basis. Von dem sich nach innen zu verjüngenden Zellleibe geht der einzige, mächtige Fortsatz aus, der etwa bis zur Mitte der inneren plexiformen Zone zieht und sich hier T-förmig theilt. Diese Theiläste verlaufen nun geradlinig eine Strecke horizontal und geben zwei oder drei seitliche Ausläufer ab, die frei endigen.



Fig. 15.
Zelle der amakrinen Schicht aus der Retina von Raja asterias.

In der dritten Unterschicht fand ich Zellen, welche den eben beschriebenen fast vollkommen gleichen; ihr birnförmiger Zellleib ist etwas nach innen verschoben, so dass derselbe bereits innerhalb der dichten Verzweigungen der äusseren Parthien der inneren plexiformen Schicht zu liegen kommt. Von diesen Zellen entspringt ein einziger, sich allmählich verjüngender Fortsatz,

welcher sich in der unteren Region der plexiformen Zone in zwei Aeste theilt. Diese haben einen horizontalen Verlauf, endigen spitz auslaufend und bilden die dritte Unterschicht der besprochenen Zone.

Zu den sogenannten diffusen amakrinen Zellen, d. h. Zellen, welche in allen Höhen der plexiformen Zone Seitenäste abgeben, gehört die in Fig. 16 abgebildete Form. Der Zellkörper gleicht den amakrinen Schichtenzellen; der nach innen gerichtete Fortsatz verjüngt sich allmählich und giebt in verschiedenen Höhen Nebenäste ab, die frei endigen.

In engster Beziehung mit den Telodendrien der amakrinen Zellen stehen die Dendriten der Ganglienzellen, wodurch die nun zu besprechende Region gebildet wird.



Fig. 16.
Zelle der amakrinen Schicht aus der Retina von Pristiurus melanostomus.

VIII. Innere plexiforme Schichte.

Die innere plexiforme Schichte setzt sich zusammen:

1. aus den Endverzweigungen der glaskörperwärts gewendeten Fortsätze der amakrinen Zellen, welche in drei verschiedenen Höhen endigen, sowie den diffusen Spongioblasten;

2. aus den nach aussen strebenden Dendriten der Ganglienzellen;

3. den zahlreichen Verästelungen der Müller'schen Stützfasern und

4. den büschelförmigen Endverästelungen der bipolaren Zellen für die Zapfen- wie die Stäbchen-Zellen.

Es wird also diese Schichte im wesentlichen nur von einem Geflechte von Nervenfasern gebildet, welche von Zellen benachbarter Zonen stammen und hier enden.

IX. Ganglienzellenschicht.

Die Schicht der Ganglienzellen ist bei den Plagiostomen, worauf bereits Vintschgau (9) bei den Rochen aufmerksam machte, keine scharf begrenzte Zone, sondern ist sowohl von

der darüberliegenden plexiformen Schichte wie auch von den Nervenfasern schwer abzugrenzen. Es finden sich nämlich viele Ganglienzellen nach aussen verlagert in das plexiforme Fasergeflecht eingestreut, wie auch zwischen den Nervenfasern gelegene Zellen, welche ohne Zweifel den Ganglienzellen zuzurechnen und oft auch noch an der inneren Grenze der Nervenfaserschicht zu finden sind. Auf diese Erscheinung dürfte die Beobachtung Leydig's zurückzuführen sein, dass bei den Rochen und Haien auf die Nerven-Faserschichte noch eine Lage kleiner Zellen folgt, die, wie er vermuthet, im Zusammenhange mit den Nervenfasern stehen. Die Ganglienzellen der Plagiostomen zerfallen nach der Verbreitungsweise, welche deren Dendriten zeigen, in 4 Kategorien:



Fig. 17.
Zellen der Ganglienzellschichte von Scyllium canicula (cell. monoestratificad. Cajal's).

1. in Zellen, deren protoplasmatische Fortsätze nur eine Schichte der inneren plexiformen Zone bilden (cellulas monoestratificadas von R. y Cajal) und

2. in Zellen, welche in mehreren Höhen Ausläufer abgeben (cell. poliestratificadas);

3. Zellen, deren Dendriten sich diffus in der ganzen inneren plexiformen Schichte verbreiten (cell. diffusas);

4. Zellen, deren Dendriten nicht in die plexiforme Zone eintreten, sondern ihr Verbreitungsgebiet in der Schicht der Ganglienzellen und Nervenfasern finden.

Am leichtesten imprägnirten sich die Formen der ersten Kategorie. Die Dendriten dieser Zellen verzweigen sich konform den drei Unterschichten der plexiformen Zone und können diese Ganglienzellen daher in drei Arten eingetheilt werden:

1. Zellen der ersten Unterschichte. Es sind dies kugel- oder halbkugelförmige Zellen (Fig. 17) von mittlerer Grösse, welche von einem Hauptstamme aus an der äusseren Grenze der inneren plexiformen Schichte 2 bis 6 horizontale Fortsätze entsenden, von denen eine grössere Anzahl Nebenäste ausgehen,

welche mit den ihnen gegenüber liegenden Telodendrien gewisser amakriner Zellen oder mit den inneren Endbäumchen von bipolaren Zellen in Kontakt treten. Von dem nach innen gekehrten Theile der Zelle oder von deren Seiten nimmt ein feiner, meist mit zahlreichen Varicositäten besetzter Neurit seinen Ursprung, der ohne Collateralen abzugeben in die Tiefe geht.



Fig. 18.
Zelle der Ganglienzellschichte von Raja asterias (cell. polyestratificad. Cajal's).

Fig. 19.
Zellen der Ganglienzellschichte von Scyllium canicula (cell. monoestratificad. Cajal's).

2. Die Zellen der zweiten Unterschichte gleichen den eben beschriebenen in jeder Hinsicht; nur ist der die Seitenäste abgebende Prinzipaldendrit etwas verkürzt, so dass die von demselben abgegebenen Nebendendriten etwa in halber Höhe der inneren plexiformen Zone ihr Verbreitungsgebiet finden.

In der zweiten Unterschicht beobachtete ich Zellkörper (Figur 18), welche den inneren Endverästelungen der mit Landolt'schen Keulen versehenen bipolaren Zellen gegenüberliegen; diese geben keine aufsteigenden Dendriten ab, haben einen birnförmigen Zellleib, welcher einen nach innen gerichteten Prinzipaldendriten entsendet, von dem eine grössere Anzahl vielfach verzweigter Nebendendriten sowie der Neurit entspringt. Letzterer wendet sich im Bogen der Nervenfaserschichte zu, ohne Collateralen abzugeben. In der dritten Unterschicht finden sich Ganglienzellen (Fig. 19) von birnförmiger oder halbkugeliger Gestalt, die in den meisten Fällen innerhalb der Nervenfasern

liegen. Von ihnen entspringen 2—3 Fortsätze dendritischer Natur mit vorwiegend horizontalem Verlauf. Der Neurit zieht von dem gegen den Glaskörper gekehrten Theil dieser Zellen ausgehend im Bogen gegen die Membrana limitans interna und kann in der Nervenfaserschichte auf weite Strecken hin verfolgt werden.

Von „mehrschichtigen Ganglienzellen" konnte ich nur eine einzige Form finden. Es sind das grosse, multipolare Ganglienzellen (Fig. 20) mit 4—6 Dendriten, von denen der eine sich



Fig. 20.
Multipolare Ganglienzelle aus der Retina von Scyllium canicula (cell. polyestratificad. Cajal's).

nach aussen wendet und namentlich in zwei verschiedenen Höhen, nämlich in der 2. und 3. Unterschichte, horizontale Seitenäste abgiebt. Die übrigen von der Zelle entspringenden Dendriten verzweigen sich in der Ganglienzellen- und Nervenfaserschichte, wo sie nach längerem oder kürzerem Laufe frei endigen. Der Neurit wendet sich unter mehrfachen Knickungen nach innen gegen die Membrana limitans interna; er giebt keine Collateralen ab, ist aber vielfach varicös verdickt.

Diffuse Ganglienzellen sind in Fig. 21 und Fig. 22 dargestellt. Der Zellleib ist ausserordentlich variabel geformt. Von



Fig. 21. Fig. 22.
Diffuse Ganglienzellen aus der Retina von Pristiurus melanostomus (cell. diff. Cajal's).

demselben entspringen eine grosse Zahl mächtiger Dendriten — 7—10. Sie haben hauptsächlich eine horizontale Verlaufsrichtung und geben zahlreiche aufsteigende Seitenäste ab. Diese protoplasmatischen Fortsätze gehören sowohl der Schichte der Ganglienzellen als auch der plexiformen Zone an; einige derselben wenden

sich auch nach innen und endigen in der Nervenfaserschichte. Der Neurit der diffusen Ganglienzellen entspringt direct aus dem Zellleibe wie auch zuweilen von einem der Dendriten. Während seines vielfach gewundenen Verlaufes giebt er einige wenige Collateralen ab und zieht dann im Bogen zur Nervenfaserschichte.

In Fig. 23 ist eine jener Zellen der Ganglienzellenschichte abgebildet, welche hier theils in der äusseren oder auch in den inneren Regionen gefunden werden. Diese Zellen haben

Fig. 23.
Zelle aus der Ganglienzellschichte oder Nervenfaserschichte ohne Neurit.

eine spindel- oder birnförmige Gestalt; von den Seiten entspringen zwei Aeste, die den Charakter von Dendriten aufweisen und nach längerem Verlauf frei endigen. Einen Neuriten konnte ich an keiner dieser Zellen erkennen und ist daher auch ihre Bedeutung nicht erklärlich. Am wahrscheinlichsten erscheint mir, dass es sich hier um Zellen handelt, welche hierher aus der innern plexiformen Schichte verlagert sind, in der ja, wie oben geschildert wurde, ähnliche Elemente vorkommen.

X. Nervenfaserschichte.

Die Nervenfasern bilden in der Retina der Selachier ein etwa 25 μ dickes Stratum, in welchem vielfach Ganglienzellen eingestreut liegen. Die Fasern bilden ein ausserordentlich dichtes Flechtwerk sich kreuzender und parallel verlaufender feiner Fäden, welche an vielen Stellen variцös verdickt sind. Theilungen einer Nervenfaser in zwei Aeste konnte ich in der Weise, wie es von Kallius (10) an mit Methylenblau gefärbten Präparaten von der Säugethier-Retina, sowie früher schon von Gerlach (11) und Kuhnt (12) angegeben wurde, nicht sehen. Auch möchte ich an dieser Stelle hervorheben, dass es mir nicht möglich war, frei in der Netzhaut der Selachier endigende Nervenfasern zu finden, wie das Cajal in seinen Untersuchungen über die Wirbelthierretina angiebt.

Ebenso wie Kallius bei Säugethieren gelang es mir auch bei den Rochen und Haien sowohl an der Eintrittsstelle des Sehnerven als auch in diesem selbst Neurogliazellen nachzuweisen, welche vollkommen den Charakter von Spinnenzellen aufweisen und die unten bei den Stützelementen eingehender besprochen werden sollen.

XI. Müller'sche Stützfasern und Neurogliazellen.

Die Müller'schen Stützfasern färben sich mit der Chromsilbermethode sehr leicht und nehmen dabei einen braunrothen Ton an, während der Kern heller tingirt erscheint. Der Kern kann in der Stützfaser verschieden hoch gefunden werden, entweder übereinstimmend mit den höheren Wirbelthierklassen in der innern Körnerschichte oder er kann, wie ich in einigen Fällen beobachten konnte, bei den Plagiostomen auch in die innere plexiforme Schichte verschoben sein. Im Niveau der amakrinen Zellen theilt sich die Müller'sche Faser in eine Anzahl absteigender Aeste, welche allmählich divergirend die innere plexiforme Zone, die Schichte der Ganglienzellen und Nervenfasern durchziehen. An ihrem Ende haben die Fasern eine konische Verdickung und bilden durch ihre Fussplatten die Membrana limitans interna. Einige dieser absteigenden Verzweigungen erreichen jedoch nicht die innerste Grenze der Retina, sondern enden, allmählich sich verjüngend, frei in einer der drei inneren Zonen. Diese basalen Aeste der Müller'schen Stützfasern geben zuweilen während ihres Verlaufes kurze Fortsätze ab; sie finden sich jedoch bei den Plagiostomen nicht in der grossen Zahl wie das Cajal bei den Teleostiern nachweisen konnte. Der aufsteigende Fortsatz der Stützfaser verläuft geradlinig bis zur äusseren plexiformen Schichte. In der inneren Körnerzone treten auch bei den Selachiern jene charakteristischen Impressionen an den Fasern auf, die durch die Anlagerung der Zellkörper der bipolaren Zellen bedingt sind und den Stützfasern an dieser Stelle einen bienenwabenartigen Charakter verleihen. In der äusseren plexiformen Schichte zeigen viele der Stützfasern eine Knickung, die, wie bereits oben hervor-

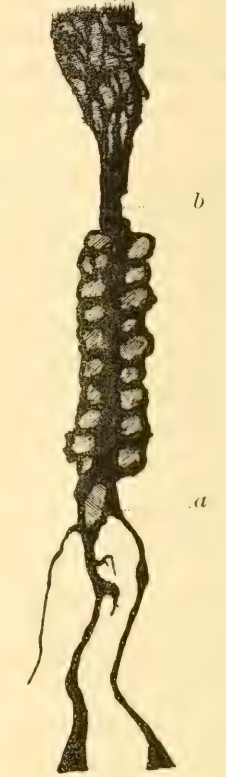


Fig. 24.
Müller'sche Stützfaser aus der Retina von Scyllium canicula. *a* Kern, *b* Knickung, hervorgerufen durch gewisse bipolare Zellen-

gehoben wurde, von den verbreiterten Enden gewisser bipolarer Zellen hervorgerufen wird. In diesem Abschnitte ihres Verlaufes geben die Müller'schen Fasern keine Seitenäste ab. In der Zone der äusseren Körner folgt wie in der inneren Körnerschichte wieder ein lamellöser Bau der Faser zur Aufnahme der Körner der Stäbchen und Zapfen. Nach aussen schliessen diese radiären Stützelemente wie bei den höheren Wirbelthieren mit einem sogenannten Faserkorb ab, in welchen die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen eingelagert sind.

Die Neurogliazellen, welche, wie oben bei der Beschreibung der Nervenfaserschichte hervorgehoben wurde, nur im Nervus opticus imprägnirt erhalten werden konnten, gleichen den im Centralnervensystem vorkommenden Gebilden der höheren Vertebraten in jeder Hinsicht. Sie finden sich bei den von mir untersuchten Elasmobranchierspecies namentlich an der Stelle des Opticuseintrittes, wo sie zwischen den einzelnen Nervenfaserbündeln gelagert ein dichtes Netz zu bilden scheinen.

Allgemeine Schlüsse.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen über den feineren Bau der Netzhaut der Plagiostomen lehren, dass dieses Organ im wesentlichen denselben Bau aufweist, wie er bei den Amphibien und einem Theil der höheren Vertebraten angetroffen wird, sich von der Retina der Teleostier aber deutlich unterscheidet.

Zunächst sind es vom Neuroepithel die Stäbchen-Zellen, welche bei den Plagiostomen im Vergleich zu denselben Elementen der Knochenfische einen anderen Bau zeigen. Bei den Teleostiern, wie auch bei den Nachtvögeln und Säugethieren haben die Stäbchen-Zellen einen gemeinschaftlichen Charakter: ihre Endigung erfolgt in der äusseren plexiformen Schichte mit einer knopfförmigen Anschwellung. Anders gestaltet sich dieses Verhältniss bei den Tagvögeln, den Fröschen und, wie oben dargelegt wurde, bei den Haien. Bei diesen, wie bei den beiden ersteren Thiergattungen tritt eine Abweichung im Baue der erwähnten Elemente in der Weise auf, dass bei den Tagvögeln und den Fröschen von der kleinen konischen Endanschwellung aller Stäbchen-Zellen horizontale Ausläufer ausgehen, die sich in derselben Weise auch

bei den Haien und Rochen, zwar nicht bei allen, aber bei einer grossen Anzahl von Stäbchen-Zellen finden. Ein ähnliches Verhalten konnte A. S. Dogiel (13) in jüngster Zeit unter Anwendung der Methylenblaufärbung auch beim Menschen konstatiren; es gelang ihm an einer ganz frischen menschlichen Netzhaut der Nachweis, dass nicht nur vom Rande der kolbigen Anschwellung, mit welcher die Zapfenfüsse endigen, sondern auch von einigen Stäbchenfüssen feine, varicöse Fäden ausgehen.

Die zweite Gattung der percipirenden Netzhautelemente, die Zapfen-Zellen, gleichen im wesentlichen denen der Teleostier; Zwillingszapfen-Zellen, wie sie von H. Müller (4) bei den Teleostiern beschrieben wurden, konnte ich bei den von mir untersuchten Species der Haie nicht finden. Die Innenglieder der Zapfen-Zellen der Plagiostomen dringen mit ihren Endverzweigungen häufig bis zur inneren Grenze der äusseren plexiformen Schichte vor und gleichen in dieser Hinsicht denselben Gebilden der höheren Wirbelthiere, bei welchen von Cajal ein ähnliches Verhalten konstatirt wurde.

Nach den Darlegungen Cajal's besteht eine direkte Beziehung zwischen dem Volumen und der Anzahl der horizontalen Zellen einerseits und der Dünnheit und Massenhaftigkeit der Stäbchen-Zellen andererseits. Aus den Untersuchungen Cajal's folgt, dass den Säugethieren und Knochenfischen, welche schlanke und zahlreiche Stäbchen-Zellen aufweisen, ganz ausserordentlich entwickelte Horizontalzellen in grosser Zahl entsprechen, bei den Fröschen, Reptilien und Vögeln hingegen, bei welchen die Stäbchen-Zellen fehlen oder weniger zahlreich sind, die Horizontalzellen weniger zahlreich und minder ausgebildet erscheinen. Diese letztere Erscheinung gilt nun auch für die Plagiostomen. Wir sehen bei denselben mächtige und wenig zahlreiche Stäbchen-Zellen im Vereine mit zwar grossen, aber, soviel aus meinen Präparaten zu ersehen war, wenig zahlreichen horizontalen Zellen auftreten.

Ein wesentliches Moment zu einer Scheidung der Plagiostomen-Retina von der der Teleostier ist durch das Auftreten gewisser bipolarer Zellen gegeben, der sogenannten inneren bipolaren Zellen Cajal's, denen wir hier, soweit bis jetzt bekannt, zum erstenmale begegnen. Wie bei Schilderung der Zone der bipolaren Zellen erwähnt wurde, verdanken wir die Entdeckung dieser

Elemente Landolt (6), welcher dieselben zunächst bei den Amphibien beobachtete. A. S. Dogiel (14) beschreibt ähnliche Formen bei den Ganoiden, bei Triton crist. und auch beim Menschen. Nach den Untersuchungen Cajal's über die Retina der Wirbelthiere scheint es sicher zu sein, dass Landolt'sche Keulenzellen — innere bipolare Zellen Cajal's — bei den Knochenfischen nicht vorkommen; in grosser Zahl finden sie sich bei den Batrachiern, weniger zahlreich bei den Reptilien und in geringster Anzahl bei den Vögeln. Beim Menschen gelang es A. S. Dogiel (15), mittelst der Methylenblaumethode intraepitheliale Fäden darzustellen, welche entweder von bipolaren Zellen oder von subepithelialen Nervenzellen aus ihren Ursprung nehmen, zwischen den Fäserchen und den Innengliedern der Stäbchen- und Zapfen-Zellen mehr weniger gewunden verlaufen und bis an die Membrana limitans externa verfolgt werden können; in deren Niveau enden sie häufig mit einer varicösen Anschwellung; diese intraepithelialen Fasern Dogiel's beim Menschen entsprechen in gewissem Grade den keulenförmigen Fortsätzen der Landolt'schen Zellen bei den Haien, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Hieraus ergiebt sich, dass bei allen Wirbelthieren — wenn wir den Nachweis der bipolaren Keulenzellen mit Methylenblau beim Menschen als gesichert betrachten — mit Ausnahme der Knochenfische innere bipolare Zellen vorkommen.

In der Retina der Amphibien, Reptilien und Vögel sind, wie aus M. Schultze's (16) eingehenden Untersuchungen über die Anatomie und Physiologie der Retina hervorgeht, die Neuroepithelien nicht im gleichen Zahlenverhältniss vorhanden, sondern dieses ist jeweils zu Gunsten der einen oder andern Art der percipirenden Elemente verschoben; ja bei einigen Thieren, der Eidechse z. B., fehlen bekanntlich die Stäbchen vollkommen. Nur bei den Säugethieren und den Knochenfischen sind Stäbchen- und Zapfen-Zellen in annähernd gleichem Verhältniss zu finden, worauf gestützt M. Schultze die Retina der Säugethiere mit der der Knochenfische am meisten übereinstimmend erklärte.

Es gilt als feststehende Thatsache, dass die Stäbchen-Zellen speciell die Empfindungen des Lichts wie auch gemeinschaftlich mit den Zapfen-Zellen den Raumsinn d. h. also quantitative Lichtempfindungen zu vermitteln vermögen, während die Zapfen-Zellen allein neben der Perception des Raumsinnes diejenige der Farben

ermöglichen, also im wesentlichen auf qualitativ verschiedene Lichtreize reagiren.

Ueberall da nun, wo das Zahlenverhältniss zwischen Stäbchen- und Zapfen-Zellen zu Gunsten der einen oder andern Form variirt, werden in der Retina jene bipolaren Zellen mit Landolt-schen Keulen gefunden und zwar scheinen sie sowohl für die Zapfen- wie die Stäbchen-Zellen gewissermaassen als deren Ersatz im Raume einzutreten. Es liegt nahe, in diesen Elementen auch diejenigen Glieder der Retina zu vermuthen, welche auch in functioneller Hinsicht für Stäbchen- oder Zapfen-Zellen eintreten: Sie würden also bei Selachiern, Ganoiden, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren die Perception quantitativer oder qualitativer Lichtreize neben den Stäbchen- oder Zapfen-Zellen übernehmen, je nachdem die eine oder andere Art der percipirenden Elemente an Zahl zurücksteht oder vorwiegt.

Literatur.

1. S. Ramón y Cajal, La rétine des vertébrés. La Cellule. Tome IX. 1893. Deutsche Uebersetzung von Dr. R. Greeff, Wiesbaden. Bergmann's Verlag 1894.
2. Krause, W., Die Retina. II. Die Retina der Fische. Internationale Monatschrift für Anatomie und Physiologie. Vol. III. 1886 und Vol. IV. 1889.
3. Leydig, F., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig. 1852.
4. Müller, H., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina bei Menschen und Wirbelthieren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Vol. VIII. 1857.
5. Müller, W., Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festgabe für C. Ludwig. Leipzig. 1874.
6. Landolt, E., Beitrag zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton. Archiv für mikroskopische Anatomie. Vol. VII. 1871.
7. Schiefferdecker, P., Studien zur vergleichenden Histologie der Retina. Archiv f. mikr. Anat. Vol. XXVIII. 1886.
8. Dogiel, A. S., Die Retina der Ganoiden. Archiv f. mikr. Anatomie. Vol. XXII. 1883.

9. Vintschgau, Ricerche sulla struttura microscopica della Retina nell' umo, degli animali vertebrati e dei cefalopodi. Sitz.-Ber. d. k. k. Acad. Wien. Vol. XI. Jahrg. 1853.
10. Kallius, E., Untersuchungen über die Netzhaut der Säugethiere. Anatomische Hefte. X. 1894.
11. Gerlach, J., Handbuch der allgemeinen und speciellen Gewebelehre des menschlichen Körpers. Wien. 1860.
12. Kuhnt, Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Vol. XXIV. Neue Folge Vol. XVII. 1890.
13. Dogiel, A. S., Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. II. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XL. 1892.
14. Dogiel, A. S., Zur Frage über den Bau der Retina bei Triton cristatus. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XXIV. 1885.
15. Dogiel, A. S., Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. I. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XXXII. 1891.
16. Schultze, M., Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Vol. II. 1866.

(Aus dem pathologischen Institut in Halle a. S.)

Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren.

Von

Carl Niessing.

Hierzu Tafel VI und VII.

Als Material für meine Untersuchungen diente mir der Hoden vom erwachsenen Meerschweinchen, von der Ratte und Maus. Ganze Hoden und auch kleine Hodenstückchen wurden dem frisch getöteten Thiere entnommen und in verschiedenen

Gemischen fixirt. Die brauchbarsten Präparate lieferten das Hermann'sche Gemisch (aus Platinchlorid-Osmiumessigsäure), sowie zwei von meinem Bruder kürzlich angegebene Gemische[1]). Zum Vergleich wurde auch gesättigte wässerige Sublimatlösung verwendet. Die Stücke wurden wie üblich weiter behandelt, in Paraffin eingebettet und in feine Schnitte von 3—4 μ zerlegt. Die Aufklebung geschah mit destillirtem Wasser, die Färbung mit Eisen-Hämatoxylin, wobei meistens eine Vorfärbung mit Bordeaux (auch mit Anilinblau) vorausging und zwar nach den Angaben von M. Heidenhain[2]). Ausserdem benutzte ich auch die Safranin-Orange-Gentiana-Färbung nach Reinke[3]). Die Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin-Färbungen gaben für den vorliegenden Zweck weitaus die besten und brauchbarsten Resultate. Sie sind zwar von M. Heidenhain nur für Sublimatfixirungen empfohlen und verwendet worden, doch ist man sehr wohl im Stande, sie durch entsprechende Abänderung mit Vortheil auch nach den oben genannten Fixirungsmitteln in Anwendung zu bringen und typische Farbreaktionen zu erzielen. Von Linsen standen mir vortreffliche Oel-Immersionen von Zeiss, Hartnack und Leitz 1,30 Ap. zur Verfügung. Die Zeichnungen wurden möglichst sorgfältig mit Hülfe des Abbe'schen Zeichenapparates von mir angefertigt. Das Material stammt zum grössten Theil aus dem Laboratorium des Herrn Geheimrath Eberth in Halle, der mich in freundlichster Weise unterstüzt hat, wofür ich ihm meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Während fast alle Zellen des thierischen Körpers durch ihre Theilung wiederum Zellen desselben Charakters und Aussehens erzeugen, so dass nur eine Vergrösserung oder eine Ver-

---

1) G. Niessing, Zellenstudien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46.

I.			II.		
Platinchlorid 10% Lösung	25	Theile	Platinchlorid 10% Lösung	25	Theile
Osmium 2% Lösung	20	„	Osmium 2% Lösung	20	„
Eisessig	05	„	Eisessig	05	„
Aq. dest.	50	„	Sublimat, conc. wässr. Lösung	50	„
	100	Theile		100	Theile

2) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper u. s. w. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43, 1894.

3) Reinke, Zellstudien, ebenda Bd. 44.

jüngung des früheren Zellenbestandes stattfindet, ist es beim Epithel der Samenkanälchen der Säugethiere ganz anders. Es ist eine Eigenthümlichkeit derselben, dass die verschiedenen Zellenlagen einen verschiedenen Werth haben. Sie bestehen aus Stammzellen, Mutterzellen und Tochterzellen (Spermatogonien, Spermatocyten, Spermatiden) so zwar, dass Mutterzellen und Tochterzellen aus den Stammzellen hervorgehen. Die Stammzellen (Spermatogonien) liegen an der Kanälchenwand, auf sie folgen weiter nach innen die Mutterzellen (Spermatocyten) und die Tochterzellen (Spermatiden). Oft fehlt eine von diesen Lagen; sie sind gewöhnlich von so verschiedenem Aussehen, dass man sie sofort von einander unterscheiden kann. Da nun die Tochterzellen durch Theilung der Mutterzellen entstehen, so sind wir hier in der günstigen Lage, den Charakter dieser beiden mit einander vergleichen zu können, namentlich hinsichtlich derjenigen Organe und besonderen Bestandtheile, welche im Zellplasma liegen. Der Habitus dieser einzelnen Zellarten ist schon so oft und genau beschrieben worden, dass ich dies zu wiederholen für überflüssig halte. Meine Zeichnungen werden zur Genüge beweisen, dass ich mich über die Natur derselben nicht im Zweifel befunden habe.

Meerschweinchen.

In den Mutterzellen des Meerschweinchenhodens ist schon bei oberflächlicher Untersuchung ein kugliger oder elipsoider Körper auffallend, welcher neben dem Kern im Zellplasma seine Lage hat. Sein Durchmesser beträgt etwa ein Viertel des Kerndurchmessers, sein Inneres ist meist in eine dunklere Rinden- und eine hellere Markschicht gesondert. In der letzteren ist ein schwarz gefärbtes Körnchen mit einer oft bis in das Protoplasma reichenden Fibrillenstrahlung zu finden (Fig. 1—3). Durch diese Merkmale ist der Körper sofort als Sphäre mit dem Centrosom kenntlich. Für meine Zwecke hätte ich keine Veranlassung genommen, den feineren Bau der Sphäre zu studiren, zumal dieselbe ja von einer Anzahl Autoren ganz ähnlich geschildert worden ist. Allein gewisse Befunde, die ich an günstig gefärbten Präparaten machte, waren mir anfangs so räthselhaft, dass sie mich nöthigten, durch Herstellung dünnster Schnitte und bester Differenzirung mir über den Bau der Sphäre Aufklärung zu verschaffen. Und nun stellte es sich heraus, dass ich es gerade mit einem sehr geeigneten

Objekte zu thun hatte. Es liessen sich, namentlich im Meerschweinchenhoden, alle nur wünschenswerthen Einzelheiten im Bau der Sphäre sowie des Mikrocentrums (M. Heidenhain) aufdecken. Bei genügender Differenzirung erwies sich das schwarze Korn im Innern der Sphäre als eine Verklumpungsfigur der Centralkörpergruppe. Die letztere tritt in sehr verschiedener Gestalt auf, sowohl hinsichtlich ihrer äusseren Form als auch hinsichtlich der Anzahl der einzelnen Centralkörper. Gewöhnlich besteht die Centralkörpergruppe aus zwei oder drei Centrosomen. Ihre Färbung sowohl als ihre Grösse wechselt in derselben Gruppe. Es erscheint mir aber gewagt, aus den geringen Unterschieden in der Grösse und Färbung, welche meistens nur unter Anwendung aller technischen Hülfsmittel zu konstatiren sind, weitgehende Schlüsse zu ziehen. Dennoch muss ich Einzelnes hervorheben, was mir besonders auffiel. Ich will hierzu bemerken, dass sich die folgende Darstellung nicht auf Zellen bezieht, die sich im Ruhezustande befinden, es kommen vielmehr fast ausnahmlos Zellen in Betracht, welche bereits die Zeichen einer bevorstehenden Mitose an sich haben; sie stehen alle in einem mehr oder minder entwickelten Spiremstadium. Die Centralkörpergruppe wie die Sphäre verhalten sich in diesen Zellen so, als wenn noch ein vollständiger Ruhezustand bestände. In den meisten Fällen, in denen sich dies überhaupt mit Sicherheit feststellen lässt, sind nur 2 Centralkörper zu finden; ihre Entfernung von einander wechselt sehr, sie erscheinen in der Regel sehr intensiv schwarz gefärbt und scharf begrenzt. Selten finde ich zwischen ihnen eine dünne, dunkel gefärbte gerade Linie als Verbindungsbrücke ausgespannt. Eine seitliche Ausbiegung dieser Brücke, wie sie M. Heidenhain gefunden hat und als deren Ursache er vermuthungsweise angiebt, dass in dieser Brücke noch ein drittes Centrosom vorhanden sein müsse, welches nur eher seine Farbe abgegeben habe, ist mir nicht vor Augen gekommen. Anders verhält sich aber die Sache, wenn wirklich drei Centralkörper vorhanden sind. Hier konnte ich allerdings gewöhnlich feststellen, dass einer von ihnen etwas kleiner, und ihre Lage in Form eines Dreiecks angeordnet war, nie aber in einer geraden Linie. Ungleich häufiger kamen bei der Anwesenheit von drei Centralkörpern gefärbte Substanzverbindungen zwischen ihnen zur Beobachtung; entweder waren alle drei Centrosomen in

gemeinsame Verbindung gebracht oder es ging nur von dem kleineren nach den beiden anderen je eine Substanzbrücke (Fig. 4 u. 5). Alle diese Verhältnisse wurden bereits von M. Heidenhain (l. c.) in derselben Weise geschildert und ihre Bedeutung klarzulegen versucht. Indessen scheint es noch gewagt, der Farbenreaktion in Anbetracht der Kleinheit der Dinge einen solchen Werth beizulegen. Es ist doch sehr zweifelhaft und ein auch von Heidenhain noch nicht gelöstes Problem, ob jene Substanzbrücken, die er mit dem Namen „primäre Centrodesmose" belegt hat, wirklich die Uranlage der Centralspindel darstellen. Drüner[1]) hat ja in der ausführlichsten Weise eine ganz andere Möglichkeit für die Entstehung der Centralspindel zu begründen versucht. Er behauptet, dass in dem Ruhezustande und im Anfangsstadium der Theilung keinerlei Verbindung zwischen den Centrosomen existire und dass die Centralspindel erst dadurch hergestellt werde, dass von den Centrosomen nach allen Seiten, also auch zu dem anderen Centrosom Protoplasmafibrillen ausgesendet werden. Aus meiner eigenen Erfahrung an anderem Materiale weiss ich aber, dass die kleinsten auffindbaren Centralspindeln, welche im Verhältniss kaum grösser sind als jene Substanzbrücken, ein ganz anderes Aussehen haben, sie stellen sich als vollständig ungefärbte helle spindelförmige Verbindungen zwischen den Centrosomen dar. Es würde mich hier zu weit führen, wenn ich die Gründe dafür und dawider erwägen wollte oder eine vollkommene Erklärung für die aufgefundenen Thatsachen zu geben mich bemühte; das liegt durchaus nicht im Plan dieser Arbeit.

Wenn man der Farbenreaktion vertrauen darf, so müsste noch für eine weitere Thatsache eine Erklärung gesucht werden. Die Eisenfarbe bleibt nämlich häufig in einem gewissen Maasse in dem ganzen Bezirk zurück, welchen ich im Eingange als Verklumpungsfigur nach dem Vorgange Heidenhain's bezeichnet habe. Die Centralkörper und Substanzbrücken liegen dann in einer grau aussehenden Masse, welche sie rings umgiebt, eingebettet (Fig. 5). Nach der Färbung zu urtheilen, könnte man wohl kaum umhin, in dieser grauen Masse einen besonderen Stoff

---

1) L. Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29. N. F. 22.

zu erblicken. v. Lenhossék[1]) hat ähnliche Beobachtungen an den Spinalganglienzellen des Frosches gemacht und ist dabei zu dem Schluss gekommen, dass jene Masse, welche sein aus feinsten Körnchen bestehendes Centrosom enthält, eine Zwischensubstanz (Centrodesmose?) sei, welche mit dem Centrosom ein einheitliches Gebilde, das Centrosom oder das Mikrocentrum Heidenhain's darstelle. Wie sofort ersichtlich, liegen die Verhältnisse aber in den Mutterzellen des Meerschweinchenhodens ganz anders. Ich halte mich für berechtigt zu behaupten, dass meine Befunde zu einer anderen Auffassung nöthigen, welche ich kurz folgendermaassen kennzeichne: Beim Meerschweinchen enthalten die Sphären der Samenmutterzellen im beginnenden Spiremstadium 2—3 Centrosomen (vielleicht auch mehr), welche häufig durch gefärbte Substanzbrücken („primäre Centrodesmosen", Heidenhain) zu einen Ganzen verbunden sind und dann ein Mikrocentrum (Heidenhain) bilden. Das Mikrocentrum selbst wird von einer geringen Menge einer besonders differenzirbaren Substanzmasse eingeschlossen.

Auch die Mark- und Rindenschicht der Sphäre enthüllt uns einen feineren Bau, sobald man die Präparate in geeigneter Weise herrichtet. Ohne Schwierigkeit lässt sich dann beobachten, dass von dem Mikrocentrum als Mittelpunkt aus eine Menge feinster radiär gestellter Protoplasmafibrillen die Sphäre durchsetzen und, soweit dies erkennbar, in gerader Linie über die Grenzen derselben hinaus sich in das Protoplasma erstrecken. Die Fibrillen stellen sich dem Auge selbst bei starker Vergrösserung nur als zarteste Linien dar, an denen eine feinere Structur bei den angewendeten Färbungsmitteln nicht erkennbar ist. Nur in gewissen Abständen vom Mikrocentrum, vornehmlich in dem Bezirk, welchen ich zuerst als Rindenschicht bezeichnet habe, ist bei genügender Differenzirung regelmässig das sogenannte van Beneden'sche Körnerstratum sichtbar zu machen, oft mit einer Deutlichkeit, dass eine Zählung der Körner in dem jeweiligen optischen Querschnitt der Kugelschale, welche das Stratum bildet, leicht gelingt. Die Körner des Stratums finde ich in der bekannten Form und Anordnung,

1) M. v. Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46. 1895.

länglich und mit ihrer Längsachse, in deren Fortsetzung zu beiden Seiten die Fibrillenstrahlen verlaufen, nach dem Mikrocentrum gerichtet. Die gegenseitige Lage der Körner ist derartig, dass sie deutlich erkennbare Zwischenräume zwischen sich lassen, welche etwas weniger als ihrem eigenen Dickendurchmesser entsprechen. An günstig gefärbten[1]) Objekten ist aber nicht nur das eine Körnerstratum vorhanden, sondern gewöhnlich zwischen diesem und dem Mikrocentrum noch ein oder zwei scharf von einander gesonderte concentrisch angeordnete Körnerlagen (Fig. 5 u. 6). Ebenso lassen sich ausserhalb des Sphärenbezirkes in derselben optischen Ebene concentrische Kreise auffinden, welche aus deutlich erkennbaren Körnern bestehen (Fig. 5 u. 6). Die Anzahl dieser Körnerkreise schwankt, bald beträgt ihre Gesammtzahl innerhalb und ausserhalb der Sphäre nur zwei, häufig aber mehr; einmal habe ich acht solcher Körnerkreise gezählt. Diese Körnerlagen sind im Allgemeinen concentrisch zu dem Mikrocentrum angeordnet, doch fand ich auch mehrmals, dass ein solches Körnerstratum rings um den Kern lief. Es ist auffallend, dass nicht alle Körnerkreise den gleichen Bau aufweisen, wie dies bereits auch von anderen Beobachtern beschrieben worden ist, in dem Sinne, dass die Körnerlagen zwar ihrem Wesen nach gleich sind, dass sie aber durch die Verschiedenheit der Grösse sowie der Farbe und des räumlichen Abstandes der Körner ein verschiedenes Aussehen erhalten. Durch welche Umstände dieses Verhalten der Körner verursacht wird, entzieht sich natürlich der direkten Beobachtung. Wenn man den Fibrillen eine Contractilität zuschreibt, so kann man es ja für den Ausdruck verschiedener Contractionszustände einzelner concentrisch gelegener Abschnitte der radiären Fibrillen halten, welche Ansicht M. Heidenhain vertritt. Durch diese Befunde allein (vgl. dazu Fig. 6) könnte man verleitet werden den Sphärenbegriff zu streichen und unter Sphäre einfach den durch das am stärksten (van Beneden'sche) imponirende Körnerstratum abgegrenzten Bezirk der Fibrillenradien verstehen. Dies ist aber meine Auffassung von der Sache, die ich durch

---

1) Es ist dies sowohl bei der Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin- als auch bei der von Reinke im Eingange erwähnten Färbungs-Methode erkennbar.

die Untersuchung dieses Materials gewonnen, nicht. Ich denke dafür auch genügende Beweise zu haben. Wie ich schon oben bemerkte, haben mich gewisse Befunde an den Sphären zum eingehenden Studium derselben veranlasst; es war dies das Vorhandensein scharf gefärbter, scheinbar regellos in der wohlbegrenzten Sphäre liegender Körnchen. Diese höchst auffallende Thatsache, welche in manchen Samenkanälchen bei fast allen Mutterzellen zu constatiren war (Fig. 7) und sich in ähnlicher Weise auch bei den Tochterzellen vorfand, war mir zuerst ganz unerklärlich. Als ich dann durch feinere Differenzirung dünnster Schnitte zu einem Einblick in die Structurverhältnisse gelangte, wurde mir dieses Räthsel gelöst. Die scheinbar zerstreut liegenden Körnchen sind nichts anderes als die Flächenansicht eines oder mehrerer Körnerstrata, die innerhalb der Sphäre liegen. Es stellt sich nämlich heraus, dass das Erscheinen der Körnerstrata in der Sphäre nicht eine einfache differentielle Auflösung der sonst als homogen erscheinenden Sphäre ist (so dass man also die homogenen Sphären gewissermaassen als Verklumpungsfiguren der Körnerstrata mitsammt den Fibrillenstrahlen zu halten hätte), sondern vielmehr diese und eine interfilare Sphärensubstanz nebeneinander bestehen. In den betreffenden Mutterzellen sind auf das deutlichste folgende Einzelheiten zu erkennen: neben dem Kern liegt die Sphäre (glatt begrenzt), in derselben ist eine dunkler gefärbte Rindenschicht und eine hellere Markschicht vorhanden, in deren Mitte man die zuweilen durch Substanzbrücken verbundenen Centralkörper in der geringen grauen Substanzmenge eingebettet vorfindet. Die Sphäre sowohl wie auch zum Theil das Zellplasma ist von deutlich sichtbaren centrirten Fibrillen durchsetzt. In der Rindenschicht — und dies ist der springende Punkt — liegt ein schönes, scharf und dunkler als die Rindensubstanz gefärbtes Körnerstratum (vergl. Fig. 5). Wenn man die Linse ganz langsam hebt oder senkt, bekommt man auch bei solchen Sphären deutlich die Erscheinung der regellos zerstreuten Sphärenkörnchen zu Gesicht als Flächenansicht des Körnerstratums. Ich brauche wohl nicht ausdrücklich hinzuzufügen, dass man bei dieser Manipulation allmählich kleinere Körnerkreise in die optische Ebene einstellt bis schliesslich die Körner des am höchsten oder am tiefsten liegenden Sphärenabschnittes flächenhaft angeordnet erscheinen. Diese Beobachtungen

scheinen mir ausserordentlich wichtig zu sein. Meves[1]) hat sich zwar bemüht, an verschiedenen Objekten nachzuweisen, dass die Schichtung nicht durch Einschaltung der Strata zustande kommt, und Rawitz[2]) hat sogar versucht den Nachweis zu führen, dass die Sphäre in den ruhenden Hodenzellen des gefleckten Salamanders überhaupt nicht geschichtet, sondern homogen ist. Beide betonen aber, dass ihre Beobachtungen nur für ruhende Zellen Geltung haben. Die von mir untersuchten Mutterzellen des Meerschweinchenhodens sind nun aber bereits in den Beginn der Spirembildung eingetreten, und es könnte auf den ersten Blick gewagt erscheinen, sie mit den Objekten von Meves, Rawitz oder v. Lenhossék überhaupt in Vergleich zu stellen. Allein ich meine, dass die von mir beschriebenen Sphären trotz der sichtbaren Veränderung des Kerns doch noch als im Ruhezustande verharrend anzusehen sind, da sie durchaus keinerlei abweichendes Verhalten gegen sonst beschriebene ruhende Sphären bekunden. Ich halte es für möglich, dass auch bei den Objekten der genannten Autoren durch geeignete Färbungen feinere Differenzirungen der Sphäre möglich sein möchten. Ich behaupte also, was mein Bruder (l. c.) auch schon zu beweisen versucht hat, dass die Sphäre nicht ein durch das van Beneden'sche Körnerstratum abgegrenzter, sonst aber mit dem übrigen Zellplasma gleichwerthiger Bezirk der Fibrillenstrahlung ist, sondern besondere gegen das übrige Zellplasma verschiedene färberisch darstellbare Interfilarsubstanzen enthält, welchen, wie ich bei den Tochterzellen noch nachzuweisen suchen werde, sogar nach Loslösung von der Filarsubstanz noch gewisse Kräfte innewohnen.

Die vorstehenden Angaben über die Centralkörper und Sphären in den Samenmutterzellen gründen sich auf die Beobachtung und Durchforschung eines grossen Zellenmaterials. Sie erschöpfen nun zwar bei weitem nicht alles, was über diese Dinge noch gesagt werden könnte, ich halte aber hier eine Beschränkung für geboten.

1) Meves, Ueber die Zellen des Sesambeins in der Achillessehne des Frosches und über ihre Centralkörper. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 45. 1895.

2) Rawitz, Centrosoma und Attractionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 44. 1895.

Ehe ich nun zu den Theilungsprodukten der Mutterzellen übergehe, muss ich erwähnen, dass sich im Zellplasma der Mutterzellen noch ein anderer Körper befindet, dessen Bedeutung hinsichtlich seiner Herkunft mir nicht klar geworden ist, welcher aber in den Tochterzellen wiederkehrt und schliesslich in letzteren eine so bedeutsame Rolle spielt, dass ich es für nöthig halte, alle auf ihn bezüglichen Thatsachen, soweit mir das möglich ist, hier festzustellen. Es ist dies ein gewöhnlich sich dunkel färbender Körper von wechselnder, meist aber rundlicher oder elipsoider Gestalt; seine Grösse kommt etwa der eines Nucleolus derselben Zelle gleich. Eine feinere Structur ist an demselben in den Mutterzellen wegen seiner dunklen Färbung nicht zu erkennen. Seine Lage ist eine ganz unbeständige. Hermann[1]) hat diesen Körper zuerst genauer beschrieben und ihn in seiner Fig. 30 dargestellt. Nach seiner Ansicht bildet dieser dunkle zusammen mit einem grösseren blassen Körper den sogen. Nebenkern. Nach meinen Untersuchungen kann ich Hermann's Befunde nicht anders erklären als in der Weise, dass sein grösserer blasser Körper die — von ihm nicht erkannte — Sphäre und der kleinere dunkle der eben von mir beschriebene dunkle Körper ist. Die beiden Körper haben keineswegs, wie Hermann ausdrücklich angiebt, eine stets nachbarliche Lage, sondern sie sind sehr oft durch einen grösseren Zwischenraum von einander getrennt. Auf weitere Eigenthümlichkeiten des dunklen Nebenkörpers komme ich noch ausführlicher bei der Ratte und Maus zu sprechen.

Tochterzellen (Spermatiden).

Da im Säugethierhoden die Tochterzellen durch Theilung aus den Mutterzellen entstehen, so ist es natürlich, dass wir bei ihnen im allgemeinen die charakteristischen Eigenschaften der Mutterzellen wiederfinden.

Es ist von vornherein anzunehmen, dass der nach der Theilung eintretende Ruhezustand nur von kurzer Dauer ist. Gleichwohl findet man Kanälchenquerschnitte, in welchen die Tochterzellen noch gar keine erkennbaren Fortschritte in der Verwandlung

---

1) Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 34.

zum Samenfaden gemacht haben. Beim Meerschweinchen zeigen die Kerne solcher Tochterzellen ein deutliches Chromatingerüst mit einem oder mehreren Nucleoden[1]).

Die Sphäre tritt bei den Tochterzellen mit derselben Deutlichkeit hervor, wie bei den Mutterzellen. Sie bildet hier denselben scharf abgegrenzten rundlichen oder ovalen Körper. Auch sind die Centralkörper in der gleichen Anzahl zwei bis drei vorhanden; letzteres war allerdings äusserst selten zu constatiren. Ueberhaupt ist die Sphäre genau wie in den Mutterzellen gebaut. Die Centralkörper sind, sobald ihre Lage eine solche Beobachtung erlaubt, öfters durch deutliche Centrodesmosen mit einander verbunden. Von dem Mikrocentrum gehen zarte Fibrillenstrahlen aus mit einem in der Randschicht der Sphäre gelegenen Mikrosomenstratum, sie weichen jedoch darin von den Sphären der Mutterzellen ab, dass eine Rinden- und Markschicht nicht besonders hervortritt. Benda[2]) hat die Sphäre in den Tochterzellen gleichfalls gefunden, ohne jedoch feinere Einzelheiten, so das Vorhandensein von Centralkörpern und einer Fibrillenstrahlung, beigebracht zu haben. Wenn nun in meinen Präparaten eine Mark- und Rindenschicht der Tochterzellensphäre nicht augenfällig ist, so bin ich doch der Meinung, dass auch hier wie in den Mutterzellen innerhalb der Sphäre eine besondere von dem übrigen Zellplasma verschiedene interfilare Substanz vorhanden ist, wofür ich noch stützende Beweise beibringen werde.

In dem Zustande der Ruhe verharren die Tochterzellen oder Spermatiden nicht lange, sondern es beginnt bald ihre Umwandlung, welche mit der Fertigstellung in Samenfäden endet.

---

1) In den Nucleolen ist fast regelmässig ein kleines, stark lichtbrechendes, hellrubinrothes Körperchen zu beobachten, welches namentlich dann schön hervortritt, wenn die Eisen-Hämatoxylinfarbe etwas mehr ausgezogen worden ist. Aus dieser Thatsache, die ich auch an anderen Objekten feststellen konnte, darf ich wohl entnehmen, dass die Nucleolen nicht als einfache structurlose Gebilde aufzufassen sind. Hierbei kann ich frühere Beobachtungen, so auch die von M. Heidenhain (Kern und Protoplasma, Festschr. für A. v. Kölliker) bestätigen, dass die Nucleolen als rundliche Körper immer innerhalb des Kerngerüstes eingelagert sind.

2) C. Benda, Ueber die Histiogenese des Sauropsidenspermatozoons. Ergänzungsheft zum Anat. Anz. Jahrg. VII. 1892.

Die ersten Veränderungen machen sich in der Lage und dem Bau der Sphäre bemerkbar. Sie tritt in nähere Beziehung zum Kern und ist vom Beginn der ersten Veränderungen an stets dem Kern anliegend zu finden. In der Sphäre selbst vollziehen sich in fortlaufender Reihenfolge eine Anzahl interessanter Processe. Die regelmässige Anordnung des Mikrosomenstratums verschwindet. Aus den feinen Körnchen entstehen grössere, runde, dunkel und scharf gefärbte Kügelchen. In derselben Weise verändert sich auch das Mikrocentrum (Centralkörpergruppe). Anstatt mehrerer Centralkörper ist nur noch ein einziges den veränderten Mikrosomen gleichendes Kügelchen vorhanden, von dem nur selten noch Fibrillenstrahlen in radiärer Richtung, jedenfalls aber immer nur bis zu einem Mikrosomen, auslaufen. Ausserhalb der Sphäre ist keine Strahlung mehr bemerkbar (vergl. Figg. 9 u. 10). Die Sphäre hat, abgesehen von den Mikrosomenkügelchen, eine gleichmässige homogene graue Färbung angenommen. Da die Mikrosomenkügelchen weder einen gleichen Abstand vom Mikrocentrum, noch eine gleiche Grösse untereinander innehalten, so ist in den Sphären, welche keine Fibrillenstrahlung mehr aufweisen, kaum noch zu entscheiden, welches von den Kügelchen die Centralkörpergruppe enthält. Der überraschende Vorgang, der sich abgespielt hat, dürfte wohl in der einfachsten Weise so gedeutet werden, dass die Substanz der centrirten Fibrillen innerhalb der Sphäre in die Mikrosomen des Stratums der Rindenschicht einbezogen worden ist. Auf diese Weise liesse sich wenigstens die Vergrösserung der Mikrosomen sowie auch ihr unregelmässiger Abstand vom Mikrocentrum aufs einfachste erklären. Die Verwandlung schreitet nun in der Sphäre in der Weise weiter fort, dass eine centripetale Bewegung und gleichzeitige Verschmelzung des ehemaligen Mikrosomenstratums und der mit einbezogenen Fibrillenmasse angestrebt wird. Als unwiderlegliche Beweise dafür erscheint mir die grosse Menge von Tochterzellen, welche innerhalb eines Kanälchenquerschnittes alle möglichen Stufen des bezeichneten Verwandlungsprinzips zur Schau tragen. Der Vorgang vollzieht sich also in der Weise, dass die Körnchen oder Kügelchen an Zahl abnehmen und sich durch Verschmelzung mit einander zu wenigen grösseren vereinigen (vergl. Fig. 11). Je geringer ihre Zahl, desto grösser erscheint ihr Volumen, bis sie schliesslich zu

einem grossen Korn zusammengeflossen sind. Sobald diese centripetale Bewegung sich ihrem Ende nähert, also bei Anwesenheit nur noch 2 oder 3 grösserer Kügelchen in der Sphäre, tritt in ihr eine Veränderung ein. Es bildet sich um die 2 oder 3 Kügelchen herum je ein glasheller, sie kugelschalenartig umgebender Körper, welcher seinerseits wieder von der homogenen Sphäre umschlossen wird (Fig. 11); nach meiner Ansicht sind jetzt nur noch die interfilaren Substanzen der Sphäre in der homogenen Masse enthalten. Woher der glashelle Körper seinen Ursprung nimmt, ist nur vermuthungsweise zu sagen. Es giebt zwei Möglichkeiten seiner Entstehung; er ist entweder eine Abscheidung der Kügelchen oder der homogenen Sphärenmasse. Ich würde mich für die letztere Möglichkeit entscheiden, da ich bei der Beobachtung den Eindruck gewonnen habe, dass die homogene graue Sphärensubstanz in demselben Maasse abnimmt, in welchem eine Zunahme der glashellen Kugelschalen zu bemerken ist. Hat die Vereinigung der Kügelchen zu einem grossen Korn stattgefunden, so sind auch die glashellen Körper zu einem einzigen verschmolzen. Dieser ist nun von einer deutlich sich färbenden, dünnen Membran umgeben, welcher der homogene Theil der Sphärensubstanz gewöhnlich seitlich in polyedrischer Gestalt anliegt. Das Korn in dem glashellen Körper liegt oft noch nicht dicht am Kern, sondern tritt durch einen fadenförmigen Fortsatz mit demselben in Verbindung. Es hat dabei eine ovale oder längliche Form und ist mit seiner Längsaxe nach dem Kern gerichtet (Fig. 12). Der fadenförmige Fortsatz verkürzt sich bald und bringt dadurch das dunkle Korn in innige und dauernde Vereinigung mit dem Kern. In dieser Zeit zeigt der Kern noch keine Spuren einer Veränderung. Die Sammlung der Mikrosomen samt den früher centrirten Fibrillen innerhalb der Sphäre und der Centralkörper zu einer anscheinend gleichmässigen Masse, dem dunklen Korn, ist jetzt zum Abschluss gebracht. Ich nenne diesen Körper, weil er aus Substanzen des Mitoms entstanden ist, Mitosom. Von der Sphäre sind gewisse Theile der interfilaren Substanzen abgesondert und liegen, als nicht mehr zum Aufbau des Samenfadens verwendbar, zum Abscheiden bereit, während andere von ihr stammende Theile in Form des glashellen Körpers und seines Häutchens sich um das Mitosom gesammelt haben.

Nunmehr tritt die Tochterzelle in eine Reihe anderer Veränderungen ein, welche einerseits die völlige Anpassung der von der Sphäre zum Aufbau des Samenfadens zu verwendenden Theile an den Kern zum Zwecke hat, andererseits die Bildung des eigentlichen Fadens am entgegengesetzten Kernpole erstrebt unter gleichzeitiger Verwandlung der Kernmasse selbst. Durch die dauernde Fixirung der Sphäre am Kern wird ihm eine bleibende Polarität ertheilt in der Weise, dass an der Anheftungsstelle der Sphärensubstanzen der vordere und an dem entgegengesetzten Theile des Kerns der hintere Pol entsteht. Da die Bewegungen des Samenfadens mit dem Kopf voran geschehen und da, wie sich zeigen wird, der Kernpol, an dem sich die Sphäre befindet, zum vordersten Theil des Kopfes wird, so halte ich die Unterscheidung eines vorderen und hinteren Kernpoles für eine richtige und zweckmässige.

Bevor am hinteren Kernpol irgendwelche Veränderungen in die Erscheinung treten, vollziehen sich am vorderen noch weitere Umwandlungen. Der Kern plattet sich an dieser Stelle etwas ab, das Mitosom legt sich fest an diese Abplattung an, während die von vornherein ja nicht gleichartige Substanz des Mitosoms sich in zwei Theile sondert, in eine innere, mit Eisenhämatoxylin schwarz sich färbende und eine äussere, heller gefärbte Masse. Die schwarze Substanz wird von der helleren kappenartig umschlossen, das Ganze umgiebt der glashelle Körper kugelschalenartig von einer zarten Hülle begrenzt, an der noch die Sphärenreste als hellgrauer Körper hängen (Fig. 13). Dieses gesammte Gebilde (mit Ausnahme der abscheidenden Sphärenreste), welches am vorderen Kernpol sitzt, ist während der weiteren Verwandlung in einem bis zu einer gewissen Grenze fortdauernden Wachsthume begriffen mit dem Ziele, durch allmählige Abplattung und theilweise Ueberwachsung des Kerns zur späteren Kopfkappe und zum sogenannten Spitzenknopf des Samenfadens zu werden.

Der dunkle Theil des Mitosoms wächst ziemlich beträchtlich und legt sich flach an den Kern an. Ebenso nimmt die Masse des helleren Theils des Mitosoms unter gleichzeitiger Loslösung von dem dunkleren Theil zu. Er legt sich mit seiner konvexen Fläche an die Membran des glashellen Körpers an. Der letztere ist dadurch verdrängt worden und hat sich mitsammt

seiner Membran an der vorderen Hälfte des Kerns zu einer dünnen Schicht ausgebreitet. Der nicht zur Verwendung kommende Sphärenrest trennt sich jetzt von dem glashellen Körper; er wandert später, seine Gestalt behaltend, allmählich längs des Kerns nach dem hinteren Theil der Zelle und nimmt an der weiteren Entwicklung des Samenfadens keinen Antheil (Fig. 14).

Um diese Zeit vollziehen sich die ersten bemerkbaren Veränderungen innerhalb des Kerns und am hinteren Kernpol. Von den Nucleolen ist im Kern bald nichts mehr nachzuweisen, das Kerngerüst ist noch sichtbar, das Chromatin hat sich aber theilweise mehr an die Kernwand zurückgezogen und die Kernhaut namentlich am hinteren Pole verstärkt, wenigstens muss man das aus dem färberischen Verhalten schliessen. Hier muss ich einfügen, dass ich bei den Tochterzellen des Meerschweinchenhodens einen mehr oder weniger dunkel gefärbten Körper mit wechselnder Lage im Zellplasma gefunden habe, welcher, wie ich meine, identisch mit dem von Benda (l. c.) in den Spermatiden beschriebenen und benannten „chromatoiden Nebenkörper“ ist. Seine Gestalt und seine Eigenschaften sind wenig charakteristisch. Ich halte denselben für einen Abkömmling jenes dunklen, im Zellplasma befindlichen Nebenkörpers, den ich in den Mutterzellen gefunden habe. Die Bedeutung und das Schicksal dieses Körpers in den Tochterzellen des Meerschweinchenhodens zu ergründen, ist mir nicht gelungen. Ich enthalte mich deshalb an dieser Stelle auch jeder Vermuthung darüber. Ich denke aber, dass meine Befunde bei der Ratte und Maus gestatten, gewisse Schlüsse auch für das Meerschweinchen zu ziehen.

Zu derselben Zeit, wo die eben bemerkte Kernmembranverdickung am hinteren Pole stattfindet, ist beim Meerschweinchen zum ersten Male an dieser Stelle ein feines, kurzes Fädchen zu bemerken, welches an der Kernmembran seinen Ursprung nimmt. Ich halte dies für die erste Anlage des Achsenfadens (Fig. 15). Der Achsenfaden verlängert sich ziemlich rasch und zeigt an der Ansatzstelle am Kern eine geringe Verdickung. Durch diesen Befund muss man annehmen, dass der Achsenfaden aus Bestandtheilen des Kerngerüstes hervorgeht. Die Färbung könnte zu der Meinung führen, dass hier hauptsächlich Chromatintheilchen an der Bildung des Achsenfadens betheiligt sind.

Allein die nachgewiesene fibrilläre Structur des Fadens nöthigt vielmehr zu der Annahme, dass hauptsächlich die elastischen Bestandtheile des Kerngerüstes, also das Linin, zur Bildung des Fadens verwendet werden. Nach unseren heutigen Kenntnissen haben wir doch die elastische Substanz des Kerns in dem Liningerüst zu suchen, welches bei den Theilungsvorgängen in der Zelle die träge Masse des Chromatins bewegt. Die Angaben Hermann's (l. c.), nach welchen der Achsenfaden aus einem am hinteren Kernpol eingewanderten dunklen Körperchen, dem dunklen Abschnitt seines Nebenkerns, entstehen soll, kann ich nicht bestätigen. Genaueres hierüber werde ich bei der Ratte und Maus bringen. So oft man beim Meerschweinchen einen dunklen Nebenkörper beobachten kann, liegt er wohl in der Nähe des hinteren Kernpoles, aber nicht am Kern oder im Kern selbst, wie Hermann es bei der Maus zeichnet. Der Achsenfaden entspringt also direkt aus dem Kern, und zwar ist er schon angelegt, während der Kern sich noch vollständig im Zellleib befindet (Fig. 15). Ich möchte auch hierauf einiges Gewicht legen, da das erste Auftreten des Achsenfadens immer erst angegeben wird, wenn der Kern schon zum Theil aus dem Zellleib herausgerückt ist (vergl. auch die Figg. 24 u. 25 von der Ratte). Gleich nach der Anlage des Achsenfadens erscheint auch die sogen. Schwanzblase. Man neigt im allgemeinen der Ansicht zu, dass die Schwanzblase durch Hervorwölbung oder Ablösung der Kernmembran entstünde, und neuerdings hat Bühler[1]) auch noch diese Ansicht vertreten und eine Erklärung für die Entstehung der Blase gegeben. Er meint, dass durch eine Contraction des chromatischen Kerngerüstes der Kernsaft nach aussen entweicht und dadurch die Schwanzblase zu Stande käme. Ich bin nicht im Stande, eine bessere Erklärung für die Entstehung der Blase zu geben, muss aber ausdrücklich bemerken, dass ich im Kern keinerlei Merkmale für die Contraction des Chromatins finde, dass auch nach meinen Wahrnehmungen der Kern dabei keinerlei Volumensverminderung erfahren hat. Beim Meerschweinchen habe ich diese Schwanzblase des öfteren als einen hinten offenen Schlauch gefunden

1) Bühler, Spermatogenese bei Bufo vulgaris. Anat. Anzeiger. Ergänzungsheft zum Jahrg. X. 1895.

(Figg. 16 u. 17) und nicht als geschlossene Blase. Wenn dieser Befund der Wirklichkeit entspricht, so würde ich dieser Abweichung doch keine besondere Bedeutung beimessen.

Mit der Bildung der Schwanzblase ist nun ein Zustand erreicht, den ich der besseren Uebersicht wegen noch einmal kurz schildern will. Der Kern mit etwas verdickter Wandung zeigt noch immer ein mässiges Gerüst ohne Nucleolen. In der Mitte der noch stärker verdickten, dem hinteren Pol zugehörigen Kernwand entspringt der bereits ziemlich lange Achsenfaden mit einer kleinen Verdickung. In seinem Anfangstheil ist er umschlossen von einem weiten, kurzen Schlauch, welcher mit einem runden Querschnitt an den Kern ansetzt. Am vorderen Kernpol liegt der dunkle Theil des Mitosoms linsenförmig flach auf und darauf gestülpt der hellere Theil desselben in Gestalt eines stumpfen Kegels. Das Mitosom sowie der Kern wird fast bis zum Ansatz der Schwanzblase von dem glashellen Körper mit seinem Häutchen überzogen, welcher jedoch nur noch an den Seitenwänden des Kerns als dünne Lamelle erkennbar ist (Fig. 16). In diesem Stadium wird der Kern durch gewisse Kräfte mit seinem vorderen Pole aus der Zelle herausgedrängt und im weiteren Verlauf der Verwandlung fast vollständig ausgestossen. Der abgeschiedene Sphärenrest ist dabei als rundlicher Körper stets im Zellleibe hinter dem Kern zu finden[1]). Jetzt ist die Anlage der wichtigsten Theile des Samenfadens erreicht. Aus dem Kern wird der eigentliche Kopf, aus den beiden Theilen des Mitosoms der Spitzenknopf, aus dem glashellen Körper mit dem Häutchen die Kopfkappe. Die Schwanzblase wird zur späteren Bekleidung des Verbindungsstückes des Schwanzfadens. Die weitere Verwandlung hat hauptsächlich noch den Zweck, die einzelnen Substanzen soweit umzubilden, dass sie die Form, Elasticität und Widerstandsfähigkeit des fertigen Samenfadens erreichen.

Ungefähr um diese Zeit der Verwandlungsvorgänge (Fig. 16) ist innerhalb der Schwanzblase ein dem Achsenfaden ganz lose

---

1) Ich habe es leider verabsäumt, in diesen Stadien vom Meerschweinchen den Zellleib vollständig auszuzeichnen und muss deshalb in Betreff der Lage dieses Körpers auf die entsprechenden Figg. von der Ratte und Maus verweisen.

aufsitzender dunkel und scharf färbbarer Ring bemerkbar, dessen Entstehung mir bis jetzt räthselhaft geblieben ist. Vermuthungsweise kann man mehrere Möglichkeiten aussprechen. Man könnte ihn ebenso gut direkt vom Kern als von der Schwanzblase, oder auch von dem chromatoiden Nebenkörper ableiten. Trotz sorgfältigster Durchforschung meiner Präparate habe ich für keine dieser Möglichkeiten beim Meerschweinchen eine substantielle Unterlage finden können.

Die weiteren Metamorphosen des Kerns mit seinen Anhängen bieten wenig Interessantes und sind bereits häufig und genau beschrieben worden. Ich will mich deshalb möglichst kurz fassen. Während der aus den beiden Mitosomtheilen bestehende Kegel sich ziemlich scharf zuspitzt, gestaltet sich der Kern in demselben Sinne um und nimmt gleichfalls eine konische Form an (Fig. 17). Sein Gerüst verschwindet allmählich, indem die Chromatinbälkchen immer dünner werden. Aus dem hinteren, von der Schwanzblase begrenzten Kerntheile hat sich ein kurzer Zapfen, nach welchem sich chromatische Substanzen des Kerns zusammengezogen haben, mit dem Achsenfaden als Anhang hervorgewölbt. Der Kern ist schon zum grössten Theile aus der Zelle herausgedrängt, deren Grenzschicht dort an den Kern anzusetzen scheint, wo der Ueberzug des glashellen Körpers mit seinem Häutchen am Kern endigt. Die Zelle bildet gewissermaassen noch einen Schutz für die am hinteren Pole gelegenen Theile des Kerns. Mit der völligen Homogenisirung des Inneren nimmt der Kern eine platte Gestalt an (Figg. 18 a, 18 b). Die beiden Theile des Mitosoms bilden sich zum Spitzenknopf um und legen sich sichelförmig über die vordere Kopfhälfte, überzogen von dem Häutchen und dem glashellen Körper, welche sich in die sogenannte Kopfkappe verwandeln. Die Schwanzblase verlängert sich zu einer hyalinen Röhre, aus der die spätere Bekleidung des „Verbindungsstückes“ entsteht. Der Ring ist am Achsenfaden entlang geglitten und bildet den Abschluss der Röhre. Der Zapfen am hinteren Kernpol hat sich zu einem Knöpfchen verdichtet, aus welchem der Achsenfaden entspringt (Fig. 19). Der Faden ist scharf gefärbt in der hyalinen Röhre sichtbar. Er verläuft in gleicher Stärke bis zum Ring und eine kleine Strecke darüber hinaus, von wo mit einem Absatz eine deutliche Verdickung eintritt, welche sich auf ein langes Stück ausdehnt.

Wir haben nun einen unreifen Samenfaden vor uns. Bei der späteren Verwandlung verschwindet der nackte Theil des Achsenfadens zwischen Verbindungs- und Hauptstück wieder. Jensen[1]) hat bereits bei der Ratte das gleiche Verhältniss gefunden. Er sah am Ende des Verbindungsstückes eine Scheibe und hinter dieser ein kleines Stückchen des Achsenfadens entblösst. Ich meine nicht fehlzugehen, wenn ich den von mir beschriebenen Ring der Scheibe gleichsetze.

Der Zellleib hat sich jetzt von dem unreifen Samenfaden getrennt. Vor der Reifung tritt noch im Verlauf des Verbindungsstückes die Bildung einer Spirale auf, wie ich beobachten konnte, allmählich wachsend. Es war mir aber nicht möglich zu erkennen, ob die Spirale innerhalb der hyalinen Röhre gelegen war, oder ob diese selbst sich in die Spirale verwandelt hatte. Sie umschliesst den Faden anfangs locker und legt sich später immer fester um ihn, bis sie schliesslich nicht mehr erkennbar ist, und an ihrer Stelle eine glatte, homogene Bekleidung des Verbindungsstückes erscheint.

Es kam mir bei meinen Untersuchungen darauf an, den Nachweis der Centralkörper und Sphäre in den Hodenzellen der Säugethiere und ihre Verwendung beim Aufbau des Samenfadens zu erbringen; und ich bin der Meinung, dass mir dieser Nachweis durch die Vorführung einer lückenlosen Serie von Verwandlungsstadien gelungen ist. Ich habe gezeigt, dass die Sphäre in den Mutter- und Tochterzellen mit Sicherheit nachweisbar ist, ich habe ferner gezeigt, dass die Centralkörpergruppe sammt dem (van Beneden'schen) Mikrosomenstratum und gewissen Fibrillentheilen des Mitoms in den Spitzenknopf und gewisse andere Bestandtheile der Sphäre zur Kopfkappe der Spermie umgewandelt werden. Bei meiner, wie ich glaube, unzweideutigen Beweisführung könnte ich es mir wohl versagen, noch speciell auf die entgegenstehenden Ansichten, so auch auf die Hermanns über die Entstehung des Spitzenknopfs und der Kopfkappe einzugehen, zumal die wenn auch kurzen Angaben Benda's (l. c.) darüber mit den meinigen übereinstimmen. Da jedoch Hermann bei seiner Untersuchung zum Theil dasselbe Material benutzt hat

1) Jensen, Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXX. 1887.

wie ich, so werde ich weiter unten kurz auf seine Ansichten über die Entstehung dieser Dinge eingehen. Ich bin nun bei meinen Untersuchungen, wie ich gezeigt habe, zu dem interessanten Ergebniss gelangt, dass das Centrosom und gewisse Sphärenbestandtheile sich an den vorderen Pol des Samenfadenkopfes anheften. Wenn diese Thatsache mit gewissen Befunden anderer Autoren in Widerspruch tritt, so glaube ich doch annehmen zu können, dass dieser nur ein scheinbarer ist. Es ist in der neuesten Zeit verschiedentlich, namentlich auch von R. Fick[1]) und Boveri[2]) auf das Ausdrücklichste hervorgehoben und auch nachgewiesen worden, dass sich nach dem Eindringen der Spermie in das Ei an deren hinteren Pol des Kopfes eine Strahlensphäre entwickle, dass mithin an dieser Stelle auch das Centrosom gelegen sein müsse. Hierbei ist aber in Betracht zu ziehen, dass jene Forscher ihre Befunde nicht bei Säugethieren gemacht haben und es sehr wohl möglich ist, dass bei Amphibien und niederen Thieren das Centrosom oder die Centralkörpergruppe der samenbildenden Zellen an den hinteren Kernpol tritt. Darauf scheinen mir die Befunde Hermann's (l. c.) bei Salamandra maculata hinzudeuten, welche zeigen, dass sämmtliche Nebenkörper in den Spermatiden sich an dem hinteren Kernpole gruppiren bezw. sich mit demselben verbinden. Ich finde daher in den Angaben Fick's und Boveri's keinen Widerspruch zu meinen Ergebnissen. Wenn dagegen Sobotta[3]) sich für das Mäuse-Ei in Bezug auf die oben citirte Arbeit von R. Fick dahin äussert, dass wohl auch bei der Maus das Centrosom in dem Mittelstück des Samenfadens zu vermuthen sei (S. 65), so kann ich nach meinen Untersuchungen dem nicht zustimmen. Sobotta hat dies allerdings nur als Vermuthung ausgesprochen, da er die Herkunft des Centrosoms vom Samenfaden im Ei nicht direkt beobachten konnte. Wie ich noch zeigen werde, befindet sich das Centro-

1) R. Fick, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 56. 1893.

2) Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. 29. Bd. (N. F.) 1895.

3) J. Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der aus. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 45. 1895.

som auch bei dem Samenfaden der Maus am vorderen Pole des Kopfes und nicht etwa im Mittelstück oder am hinteren Kopfpol.

Verfolgt man die Bildung der Spermie, so drängt sich unwillkürlich die Frage auf, welche Stoffe bzw. Bestandtheile der Kern zur Bildung des Schwanzfadens und seiner Theile hergibt und welche Kerntheile zum Kopf selber werden. Bei Betrachtung der mitotischen Vorgänge ist es augenscheinlich, dass die chromatischen Substanzen des Kerns dessen wichtigste Theile darstellen, und wir können von vornherein annehmen, dass diese in dem Kopf des Samenfadens (Spermie) enthalten sein werden, da dieser ja dazu bestimmt ist, im kleinsten Raume die wichtigsten Theile der männlichen Geschlechtszelle zum Ei zu transportiren. Aus anderen Untersuchungen, worunter namentlich sich auch die M. Heidenhain's befinden, ist uns die Structur des Chromatins bekannt. Wir wissen, dass das Chromatin aus Oxy- und Basichromatin in Gestalt kleinster Kügelchen in den Lininsträngen eingelagert ist und dass mithin nur dem Linin elastische Eigenschaften zukommen können. Benutzen wir diese Kenntnisse, so werden wir zu der Annahme geführt, dass die elastischen Bestandtheile des Samenfadens aus dem Linin hervorgegangen sind. Als solche elastische Bestandtheile sehe ich die Fibrillen, in die sich der Schwanzfaden zerlegen lässt, sowie die Spirale des Verbindungstückes an. Es sei mir gestattet, hieran einige Erwägungen zu knüpfen, durch welche Ursachen die Bewegung des Fadens der Spermie hervorgebracht wird. Ich stelle mir vor, dass der Faden aus zweierlei elastischen Substanzen besteht, aus den Fibrillen, denen eine Biegungselasticität zukommt, und aus der Spirale des Verbindungstückes, der ich eine Contractilität zuschreibe. Durch die Contractionen wird die Länge der Spirale verkürzt und dadurch — eine Befestigung ihrer beiden Enden an den Achsenfibrillen vorausgesetzt — eine Drehung des Fadens um seine Längsachse sowie eine Biegung desselben im Verbindungstück erzeugt. Hört die Contraction auf, so schnellen die Achsenfibrillen in ihre gerade Lage zurück. Soll nun eine Vorwärtsbewegung erreicht werden, so muss die Contraction langsamer vor sich gehen als die Geraderichtung der Fibrillen erfolgt, da nur auf diese Weise ein Abstossen in einer Flüssigkeit mit dem Effect der Vorwärtsbewegung möglich ist. Es muss

dabei als zweiter Faktor, die Grösse und die damit gegebene Trägheit des Kopfes hinzutreten. Er ist nicht im Stande, die Bewegungen mit derselben Schnelligkeit mitzumachen wie der Faden, weshalb die Bewegung hauptsächlich auf den Faden übertragen wird. Eine Bewegung der Spermie nach vorn ist nur denkbar in der angegebenen Weise, sie ist nicht denkbar durch eine gleichmässige Schwingung der Geissel nach beiden Seiten. Wir haben hier ganz ähnliche Vorgänge wie bei den Flimmerhaaren. Auch hier geschieht eine Biegung nach einer Seite und ein darauf folgendes kräftiges Geradeschnellen der Härchen; dadurch nur ist ein Fortstossen in der Nähe befindlicher Körper möglich. Bei langsameren Bewegungen der Spermie kann man mit Sicherheit beobachten, dass eine Biegung, also active Bewegung, nur im Verbindungsstück stattfindet, was zur Bestätigung meiner Annahme dient. Der Effekt wird also durch zwei Momente hervorgebracht, durch die Contraction der Spirale wird eine Biegung der Geissel erzeugt und nach deren Aufhören durch die Elasticität der Fadenfibrillen eine schnelle Geraderichtung.

Ich habe noch eine Thatsache zu erwähnen, welcher von den meisten Autoren, die über diesen Gegenstand gearbeitet haben, keine Beachtung geschenkt worden ist. Es handelt sich um den blassen Körper, den ich als Sphärenrest bezeichnet habe. Er geht nach den Angaben fast aller Autoren mit dem Zellleibe zu Grunde. Ich habe an diesem Körper einige Eigenthümlichkeiten zu entdecken vermocht, welche mir den Gedanken nahe legten, dass er, bevor er zu Grunde geht, noch eine wichtige Rolle zu spielen hat. Ich habe gezeigt, dass dieser Körper in einem gewissen Stadium der Metamorphose sich nach dem hinteren Theil der Zelle begiebt und dass alsbald darnach der Kern mit dem vorderen Pol aus der Zelle herausgedrängt wird. An geeigneten Stellen des Präparats macht dieser Körper, wenn er sich hinter den Kern begeben hat, wieder den Eindruck einer Sphäre. Man findet ihn rundlich, in seinem Inneren oft ein blass gefärbtes Körnchen, von welchem mitunter eine blasse Strahlung ausgeht. Ich bin nun durchaus nicht der Meinung, dass dass Körnchen ein echtes Centrosom ist. Man könnte sich aber vorstellen, dass dieser Körper, welcher Substanzen der Sphäre enthält, vom Beginn seiner Abscheidung an immer noch

mit einem Theil des centrirten Mitoms in Verbindung geblieben ist. Man kann sich ferner denken, dass den Substanzen dieses Körpers immer noch gewisse Kräfte innewohnen, welche ihn ehemals befähigten, sich um das echte Centrosom zu gruppiren. Wir würden dann mit diesen Voraussetzungen zu der Vermuthung geführt werden, dass jener Körper durch Contraction der mit ihm in Verbindung gebliebenen Mitomreste nach dem hinteren Theil des Zellleibes gezogen worden ist. Hier machen sich nun in ihm sofort jene centrirenden Kräfte geltend und erzeugen von neuem ein mehr oder weniger ausgebildetes, radiäres Mitom, in welches der Kern, wie M. Heidenhain sich das denkt, jetzt hineingeschoben ist. Verdünnt sich nun die vordere Zellwand unter gleichzeitiger Contraction des neuen Fibrillensystems, so muss, wie M. Heidenhain dies für die rothen Blutkörperchen ausgeführt hat, eine Ausstossung des Kerns am vorderen Zellpol stattfinden. So gewagt auch diese Annahme scheinen mag, so ist sie doch im Stande, mit einiger Wahrscheinlichkeit die bisher unerklärliche Ausstossung des Kerns mechanisch denkbar zu machen. Durch das Wachsthum des Achsenfadens kann sie jedenfalls nicht erfolgen, da dieser an der hinteren Zellwand keinen Widerstand findet, sondern sie einfach durchdringt. Wenn ich für meine Hypothese beweisende Momente anführen soll, so sind sie in dem bereits geschilderten Verhalten des blassen Körpers gegeben. Jene Fibrillenstrahlung, die von seinem Centrum ausgeht, ist zwar sehr wenig in die Augen fallend, doch glaube ich, mich mit einiger Sicherheit von deren Vorhandensein überzeugt zu haben. Ist meine Vermuthung richtig, was sich wohl schwerlich strikte nachweisen lassen wird, so würde auch hiermit die von meinem Bruder (l. c.) ausgesprochene und von mir gleichfalls aufgestellte Behauptung, dass die „Sphäre“ in ihren interfilaren Räumen besondere vom übrigen Zellplasma verschiedene Stoffe enthalte, denen sogar noch Kräfte innewohnen können, eine wesentliche Stütze finden.

Ratte und Maus.

Gewisse Einzelheiten in den Befunden und die schliessliche eigenthümliche Kopfform der Samenfäden von Ratte und Maus nöthigen mich, die Entwicklung der Samenfäden dieser beiden Thiere in einem besonderen Abschnitte zu beschreiben. Es wird mir

dabei erlaubt sein, mich möglichst kurz zu fassen, um nicht durch unnöthige Wiederholungen weitschweifig zu werden. Ich kann schon von vornherein bemerken, dass sich hier mutatis mutandis in Bezug auf die Betheiligung von Centrosom und Sphäre dieselben Ergebnisse zeigen, wie beim Meerschweinchen. Dagegen bin ich in der Lage, über den chromatoiden Nebenkörper bessere, wenn auch, wie mir scheint, immer noch nicht genügende Angaben machen zu können.

Die Sphäre ist in den Mutterzellen der Ratte und Maus wie beim Meerschweinchen leicht nachweisbar und zeigt denselben Bau. Ich habe nur eine Abbildung davon gegeben (Fig. 21), ohne dabei auf die feinsten Details Rücksicht genommen zu haben. In den Tochterzellen der Ratte und Maus ist es viel schwerer, die Sphäre in ihrer unveränderten Gestalt nachzuweisen. Dass sich aber hier mit derselben die gleichen Vorgänge abspielen, wie beim Meerschweinchen, zeigt ein Blick auf die Figuren 22, 23 und 34. Auffällig und besonders zu bemerken ist, dass hier das Mitosom sich als einfaches, rundliches Korn darstellt, während beim Meerschweinchen es sich in einen helleren und dunkleren Abschnitt sondert. Auch hier scheidet sich ein Sphärenrest als blasser Körper ab. Der glashelle Körper mit seinem Häutchen breitet sich unter gleichzeitiger Abflachung des Mitosoms über die vordere Kernhälfte aus u. s. w. (Fig. 23, 24 u. 35). Da ich in dem Mäusehoden dasselbe Objekt vor mir habe, welches Hermann (Beiträge zur Histologie des Hodens l. c.) zu seinen Untersuchungen benutzt hat, so muss ich einen Widerspruch feststellen zwischen seinen und meinen Befunden. Hermann beschreibt in den Spermatiden der Maus ausser einem halbmondförmigen Körperchen, das nach ihm die Kopfkappe und den Spitzenknopf bildet, einen Nebenkern. Als Nebenkern bezeichnet Hermann zwei stets getrennte, dicht nebeneinander liegende, rundliche Gebilde von ungleicher Grösse und Färbung im Protoplasma. Nach seiner Schilderung und seinen Zeichnungen muss ich annehmen, dass ihm das Mitosom mit dem glashellen Körper entgangen und sein halbmondförmiger Körper, das von mir als Sphärenrest beschriebene Gebilde ist, welches ja oft halbmondförmig gestaltet ist. Seine Angaben betreffs des Nebenkerns sind aber mit Benda's und meinen Befunden nicht in Uebereinstimmung zu bringen, da er zwei Körper, Benda und ich

aber nur einen (den „chromatoiden Nebenkörper“) gefunden haben. Ich habe zwar öfters in diesem eine dunklere und eine hellere Hälfte unterscheiden können, doch glaube ich nicht, dass durch diesen Befund eine Erklärung für die abweichende Darstellung Hermann's gegeben ist. Man vergleiche dazu seine Figg. 35 u. 36.

Den Vorgang am vorderen Kernpol schildert Hermann folgendermaassen: „Das halbmondförmige Körperchen, das wir in inniger Nachbarschaft in der ausgebildeten Samenzelle liegen fanden, verschmilzt, sich verbreiternd, und zu einer Kugelschale sich umbildend, vollständig mit der peripheren (der vorderen d. Verf.) Kernhälfte und bedeckt dieselbe als ein kappenförmiges Gebilde, es stellt die von v. Brunn sogenannte Kopfkappe dar. Aus einer an dem peripheren Kernpole auftretenden partiellen Verdickung dieser Kopfkappe entwickelt sich dann der Spitzenknopf u. s. w.“ Wie ich gezeigt habe, verhält es sich damit ganz anders. Der halbmondförmige Körper (Sphärenrest) betheiligt sich nicht am Aufbau des Samenfadens, während die scheinbare partielle Verdickung der Kernmembran durch den glashellen Körper und sein Häutchen gebildet wird. Der Spitzenknopf aber entsteht aus dem Mitosom (Figg. 22—24 u. 34 u. 35).

Wenden wir uns nun zum hinteren Kernpol. Ich konnte bei der Ratte und Maus feststellen, was mir beim Meerschweinchen nicht möglich war, dass der chromatoide Nebenkörper etwa zur Zeit der beginnenden Achsenfaden- und Schwanzblasenbildung gewöhnlich am hinteren Kernpol zu finden ist. Seine Gestalt wechselt sehr, man findet ihn rundlich, länglich, eckig; es sind dies vielleicht Uebergangsformen einer fortdauernden Verwandlung. Dieser Körper dringt nun nicht, wie es Hermann angiebt, in den hintern Kernpol ein, sondern er bleibt getrennt vom Kern und zerfällt in zwei oder drei Kügelchen, welche oft noch durch Verbindungsbrücken mit einander zuzammenhängen. Ehe aber dieser Zerfall eintritt, ist gewöhnlich schon der als dünnes Fädchen aus dem hinteren Kernpol hervorwachsende Achsenfaden vorhanden sowie die Schwanzblase; neben dem Achsenfaden liegt der chromatoide Nebenkörper (Figg. 24—27 u. 35). Hermann äussert sich hierüber folgendermaassen auf Seite 84: „An meinen Präparaten aber konnte ich nachweisen, dass der gefärbte Bestandtheil derselben (der Nebenkernabschnitte d. Verf.) in den Kern eindringt, und von ihm sehen wir denn in diesem Stadium

als erste Andeutung des Geisselfadens der Spermatozoen ein feines, kurzes, sich rasch verlängerndes Fädchen auswachsen," und auf Seite 85: „Nach der ganzen Sachlage aber kann ich mich sowohl bei Salamandra als auch ganz besonders bei der Maus des Eindruckes nicht erwehren, dass der Achsenfaden aus dem färbbaren, in den Kern eindringenden Bestandtheil des Nebenkernes der Spermatiden auswächst." Ich meine Hermann direkt dadurch widerlegen zu können, dass ich Stadien vorführe, welche den chromatoiden Nebenkörper neben dem bereits gebildeten Achsenfaden zeigen. Wenn seine Darstellung richtig wäre, dürfte bei angelegtem Achsenfaden der dunkle Nebenkörper nicht mehr ausserhalb des Kerns zu sehen sein. Es kommt noch dazu, dass ich den Achsenfaden bereits in einem früheren Stadium als Hermann gesehen habe. Hermann stützt sich zugleich auf seine Befunde bei Salamandra und kommt zu dem Schluss, welchen ich als einen seiner hauptsächlichsten Ergebnisse ansehe, dass der Achsenfaden das Erzeugniss eines zur Zeit im Zellplasma befindlichen Nebenkörpers sei, und glaubt damit die Behauptungen und die Beweisführung meines Bruders [1]) schlagend widerlegt zu haben. Ich habe die Entstehung des Samenfadens bei Salamandra nicht genügend studiert, um mir über dieses Objekt ein Urtheil erlauben zu können. Ich habe aber schon oben ausgeführt, dass möglicherweise bei Salamandra die Sphäre am hinteren Kernpol und nicht wie bei den Säugern am vorderen sich ansetze, und dass dadurch dieses Objekt bezüglich dieser Dinge gar nicht zum Vergleich herangezogen werden dürfe. Bei den von mir untersuchten Thieren finde ich bis jetzt keine andere Möglichkeit für die Entstehung des Achsenfadens, als die aus dem Kern und kann deshalb die Hermann'sche Darstellung nicht für richtig halten. Eine kleine dunkel gefärbte Verdickung ist zwar auch bei der Ratte und Maus an der Ursprungsstelle des Achsenfadens zu finden, sie ist aber nicht abgrenzbar und nicht für einen eingedrungenen Körper anzusehen.

Die Contouren der Schwanzblase sind sehr oft nicht genau zu verfolgen, namentlich ist auch bei der Ratte und Maus häufig nicht

1) G. Niessing, Untersuchungen über die Entwicklung und den feinsten Bau der Samenfäden einiger Säugethiere. Verhandl. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. XXII. Bd.

zu sagen, ob die Blase geschlossen ist, bzw. von welchem Zeitpunkte ab sie nicht mehr geschlossen ist; man findet sie in der ersten Zeit ihres Auftretens ebenso oft geschlossen wie offen. Durch welche Wirkungen das Eindringen des chromatoiden Nebenkörpers in die Schwanzblase hervorgebracht wird, entzieht sich vorläufig der Beobachtung und ist auch nicht vermuthungsweise anzugeben. In der Schwanzblase erleidet der chromatoide Nebenkörper einen Zerfall in einzelne Stücke, welche häufig noch durch dünne Brücken miteinander verbunden und um den Achsenfaden gruppirt sind (Figg. 25 und 35). Noch in ziemlich späten Stadien der Verwandlung sind die Theilprodukte des chromatoiden Nebenkörpers in der Schwanzblase zu finden, abwechselnd in der Anzahl von 1—3 (Figg. 31 u. 32).

In der Zeit, in welcher der chromatoide Nebenkörper in der Schwanzblase zu finden ist, nimmt der Kern allmählich eckige Formen an, welche als Uebergänge zu einer dreikantigen Gestalt desselben aufzufassen sind (Fig. 26). Zur Erreichung der späteren Hakenform des Spermienkopfes macht sich auch gleichzeitig ein ungleichmässiges Längenwachsthum der einzelnen Kanten bemerkbar, wie es schon Hermann beschrieben hat (Figg. 28, 29 u. 36a). Hermann schildert hierbei das Auftreten eines Chromatinbalkens im Kern, dies trifft auch zu und ist bei Safranin-Gentianafärbungen schön zu beobachten. Er befindet sich aber im Irrthum, wenn er diesen Chromatinbalken für identisch hält mit der von meinem Bruder beim Stier beschriebenen Chromatinplatte, aus welcher ein Zäpfchen mit dem Achsenfaden hervorwächst. Die Chromatinplatte meines Bruders ist vielmehr gleichzusetzen der chromatinreicheren hinteren Kernwand bei Ratte und Maus. Die allmähliche weitere Verwandlung des Mitosoms zum Spitzenknopf und des glashellen Körpers mit seinem Häutchen zur Kopfkappe ist an der Hand meiner Abbildungen und nach vorausgegangener Schilderung beim Meerschweinchen leicht zu verfolgen. Das Mitosom (Spitzenknopf) bildet sich zu einem an der konkaven Seite der Spitze liegenden Stäbchen um (Figg. 29, 33). Erst bei ausgesprochener Krümmung des Kerns zum Haken wird der Nachweis der Kopfkappe schwieriger. Die Krümmung und Dreikantigkeit des Kopfes bringt in verschiedenen Ansichten sehr verschiedene Bilder hervor, welche natürlich jedesmal richtig aufgefasst werden müssen. So ist z. B. die schräg im Kopf ver-

laufende Linie in Fig. 29 als eine über oder unter der Papierebene liegende Kante des Kopfes anzusehen.

Die Schwanzblase bildet sich bei der Ratte und Maus gleichfalls zu einer cylindrischen Röhre um. Von jetzt ab ist leider nichts Bestimmtes mehr über die Theile des chromatoiden Nebenkörpers und ihr endgültiges Schicksal auszumachen. Benda bringt nun den chromatoiden Nebenkörper in Beziehung zu der später sich bildenden Spirale. Mir ist es nicht gelungen, solche Beziehungen festzustellen. Vielleicht könnte man hier den ringförmigen Körper, den ich beim Meerschweinchen gefunden habe, zum Vergleich heranziehen. Allein die morphologische Verschiedenheit der beiden Körper macht eine solche Parallele wenig wahrscheinlich. Es könnte ja bei der Ratte und Maus ausser dem chromatoiden Nebenkörper noch ein Ring bestehen, der mir bei der Untersuchung entgangen wäre. So wenig erfolgreich meine Bemühungen auch über den endlichen Verbleib des chromatoiden Nebenkörpers sein mögen, so glaube ich aber das wenigstens als sicheres Ergebnis hinstellen zu können, dass aus ihm nicht der „Achsenfaden" ensteht.

Jensen (l. c.) beschreibt beim Samenfaden der Ratte eine Spirale und an deren Ende eine Schlussplatte. Ich habe die Spiralen bei Ratte und Maus in Schnittpräparaten und auch bei frischen Samenfäden aus dem Hoden und vereinzelt aus dem Nebenhoden gefunden, die fixirt und gefärbt wurden (vergl. Fig. 37, Samenfaden von der Maus). Hier ist nun bei der dunklen Färbung eine Schlussplatte nicht erkennbar, dagegen die Spirale schön zu sehen. Durch Heben und Senken der Linse konnte mit aller Sicherheit der Gang der Windungen erkannt werden, ebenso dass innerhalb derselben ein Strang, der Achsenfaden, verläuft. Das Ende der Spirale ist zu einer homogenen dunklen Masse verschmolzen, in welcher man vielleicht den Rest eines Ueberzuges der Spirale erblicken kann. Hinter derselben ist der Achsenfaden eine kleine Strecke unbekleidet. Der abgebildete Samenfaden mit Spirale entstammt einem Präparate, zu welchem das Material aus dem Nebenhoden entnommen wurde. Die ungeheure Mehrzahl der Samenfäden aus diesem Organ lässt jedoch keine Spirale mehr erkennen. Gleichwohl nehme ich an, dass die Anordnung der Substanzen, die die Bekleidung des Verbindungsstückes bilden, in Gestalt

einer Spirale erhalten bleibt, wobei ich an die oben gegebenen Ausführungen über die Bewegung des Samenfadens erinnere. Es ist aber schwer zu verstehen, warum erst eine Spirale gebildet wird, wenn sie gleich darauf in eine homogene structurlose Masse umgewandelt werden soll.

Ich komme zum Schluss und will an einer Abbildung eines reifen Samenfadens der Maus noch einmal zeigen, wie sich hier die einzelnen Bestandtheile der Zelle und des Kerns gruppirt und zu einer bleibenden Gestalt geformt haben. Ich habe die Maus deshalb als Objekt gewählt, weil am reifen Samenfaden derselben sich manches leichter demonstriren lässt. Bei der Ratte verhalten sich die Bestandtheile des Kopfes ebenso wie bei der Maus. Bei der Maus stellt sich der Spitzenknopf als Stäbchen dar mit intensiv schwarzer Färbung, welches Jensen bei der Ratte Hakenstäbchen genannt hat. Es befindet sich am vordersten Ende des Kopfes und ist das Produkt des Mitosoms. Der Spitzenknopf sowie ein Theil des Kopfes (ganz ähnlich wie beim Meerschweinchen) ist überzogen von der ziemlich eng anliegenden Kopfkappe, die an der konvexen Kante des Kopfes weiter herabreicht als an der konkaven (Fig. 38). Die Kopfkappe ist, wie ich gezeigt habe, aus dem glashellen Körper und seinem Häutchen entstanden, der Kopf aus dem Kern. Ausserdem habe ich bei der Maus noch folgende feinere Structurverhältnisse beobachten können. Die Grenze der Kopfkappe ist deutlich markirt. An der konkaven Seite ist hinter derselben ein kleiner Ausschnitt sichtbar. Er wird gebildet von dem hinteren Contour der Kopfkappe und der vorderen Kante des an dieser Stelle sich verjüngenden eigentlichen Kopfes. Hieraus erklärt sich auch die heller gefärbte Stelle des Kopfes an der konkaven Seite des Hakenstäbchens, dort befindet sich nämlich nicht mehr der eigentliche Kopf, sondern Kopfkappe. Was den Faden anlangt, so besteht der Theil desselben, welcher sich zwischen Kopf und Verbindungsstück befindet, aus zwei Abschnitten; der kurze Abschnitt dicht hinter dem Kopf, färbt sich gar nicht und ist wohl als nackter Achsenfaden aufzufassen, der folgende Abschnitt ist etwas dicker und färbbar und dürfte dem Jensen'schen Knöpfchen des Achsenfadens entsprechen.

Als das hauptsächlichste und wichtigste Ergebniss der vorstehenden Untersuchungen hat

sich also herausgestellt, dass bei den von mir untersuchten Säugethieren:

1. Das Centrosom mit gewissen Sphärentheilen in den Samenfaden aufgenommen wird und sich an das vorderste Ende des Samenfadenkopfes als Spitzenknopf ansetzt.

2. Gewisse andere Sphärentheile zur Kopfkappe umgewandelt werden, und

3. Der Achsenfaden nicht aus dem chromatoiden Nebenkörper hervorgeht, sondern aus dem Kern.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI und VII.

Die Vergrösserung der Figuren beträgt nach direkter Messung 2400 mit Ausnahme der Figuren 17—20, welche eine Vergrösserung von 1700 haben.

Meerschweinchen.

Fig. 1. Mutterzelle (Spermatocyte) im Spiremstadium. Sphäre mit Mark- und Rindenzone. In der Mitte der Sphäre die Verklumpungsfigur der Centralkörper.

Fig. 2. Mutterzelle; nur ein Theil derselben gezeichnet. Sphäre wie Fig. 1. Von der Verklumpungsfigur der Centralkörper gehen mehrere radiäre Strahlen aus.

Fig. 3. Mutterzelle. Sphäre wie Fig. 2. Die Strahlung bis ins Protoplasma zu verfolgen. Zwei dunkle Körperchen neben dem Kern. Der Kern nur leicht angetönt.

Fig. 4. Mutterzelle. Sphäre dunkel gefärbt mit drei Centralkörpern, die durch Substanzbrücken (Heidenhain's Centrodesmosen) verbunden sind. Strahlung hier nicht bemerkbar. Kern nicht im grössten Durchmesser getroffen; sein Inhalt nur leicht angetönt.

Fig. 5. Mutterzelle; sehr dünner Schnitt. Sphäre mit Mark- und Rindenzone. In der Mitte der Sphäre 3 Centralkörper mit Substanzbrücken in einer grauen Substanz liegend. Zahlreiche radiäre Fibrillen mit Körnern in der Rindenzone (van Beneden'sches Körnerstratum). Ausserhalb der Sphäre ein grosses concentrisches Stratum um den Kern gehend. Der Kern nur leicht angetönt.

Fig. 6. Mutterzelle. Zwei Centralkörper und fünf concentrische Strata, wovon drei in der Sphäre liegen. Eine grosse Anzahl radiärer

Fibrillen. Neben dem Kern ein dunkler Nebenkörper. Der Kern nur leicht angetönt.

Fig. 7. Mutterzelle mit Sphäre und Flächenansicht des Körnerstratums in derselben. Kern nicht ausgezeichnet.

Fig. 8. Tochterzelle (Spermatide). Sphäre (halb zerstört) mit zwei Centralkörpern, radiärer Strahlung und Körnerstratum.

Fig. 9. Desgl. Sphäre homogen, mit einem Centralkörper, von dem mehrere Strahlen ausgehen; an ihren Enden sitzen einige Körner des Körnerstratums.

Fig. 10. Desgl. Sphäre homogen, Strahlen nicht mehr erkennbar. Die Körner des Stratums vergrössert; innerhalb der Sphäre kreisförmig angeordnet. Nebenkörper sichtbar.

Fig. 11. Desgl. Vereinigung der Körner innerhalb der Sphäre zu zwei grossen Körnern; daneben noch ein drittes kleineres; die beiden grossen von dem glashellen Körper umgeben.

Fig. 12. Vereinigung des Körnerstratums und Centrosoms zu einem länglichen Korn (Mitosom), um dasselbe der glashelle Körper mit einer Membran, anhängend der Sphärenrest. Neben dem Kern ein Nebenkörper.

Fig. 13—19. Fortlaufende Verwandlungsreihe der Tochterzelle bis zum ausgebildeten Samenfaden.

Fig. 13. Scheidung des Mitosoms (dunkles Korn) in einen helleren und dunkleren Abschnitt; glasheller Körper und Sphärenrest wie Fig. 12.

Fig. 14. Lostrennung des Sphärenrestes vom glashellen Körper.

Fig. 15. Erstes Erscheinen des Achsenfadens.

Fig. 16. Herausrücken des Kernes aus der Zelle und Bildung der Schwanzblase sowie des ringförmigen Körpers am Achsenfaden.

Fig. 17. Bildung des Zapfens in der Schwanzblase.

Fig. 18a. Abplattung des Kopfes.

Fig. 18b. Dasselbe Stadium von der Kante gesehen.

Fig. 19. Unreifer Samenfaden. Cylindrische Röhre mit dem Ring an ihrem Ende.

Fig. 20. Ausgebildeter Samenfaden (aus dem Nebenhoden).

Ratte.

Fig. 21. Mutterzelle. Sphäre mit Mark- und Rindenschicht, Centrosom mit Strahlung. Zwei Nebenkörper.

Fig. 22. Tochterzelle. Mitosom mit glashellem Körper und Sphärenrest. Chromatoider Nebenkörper im Protoplasma.

Fig. 23—33. Umwandlungsformen der Tochterzellen.

Fig. 23. Mitosom mit flachem glashellen Körper, darüber der Sphärenrest.

Fig. 24. Abflachung des Mitosoms, Ausbreitung des glashellen Körpers über die vordere Kernhälfte. Der Sphärenrest bereitet sich zum Ablösen vor. Erscheinen des Achsenfadens und der Schwanzblase. Der chromatoide Nebenkörper in der Schwanzblase.

Fig. 25. Zerfall des chromatoiden Nebenkörpers und Gruppirung seiner Theile um den Achsenfaden.

Fig. 26. Eckige Form des Kerns. Sphärenrest hinter dem Kern im Zellleibe.

Fig. 27. Tochterzelle nicht ausgezeichnet. Deutliche geschlossene Schwanzblase mit dem chromatoiden Nebenkörper, sein Zerfall angedeutet.

Fig. 28. Umformung des Kerns zum Haken; in seinem Inneren der Chromatinbalken. Mitosom in der Figur nicht sichtbar.

Fig. 29. Das Mitosom als kurzes Stäbchen (Spitzenknopf). Nur ein Theil der Kopfkappe sichtbar.

Fig. 30. Mitosom (als Spitzenknopf) an der Spitze sichtbar, daran sich schliessend der optische Querschnitt der Kopfkappe im Innern der Chromatinbalken. Die Fig. ist halb von der Kante gesehen.

Fig. 31. Ein unreifer Kopf mit Kopfkappe. Die Schwanzblase scharf markirt, in ihr ein Theil des chromatoiden Nebenkörpers.

Fig. 32 wie Fig. 31 mit anhängendem Zellleib. Sphärenrest.

Fig. 33. Samenfaden aus dem Hoden, Schnittpräparat. Mitosom oder Spitzenknopf als sogenanntes Hakenstäbchen (Jensen) vorn an der konkaven Kante des Kopfes. Kopfkappe nur erkennbar durch ihren querverlaufenden Contour am hinteren Theil des Kopfes.

Maus.

Fig. 34. Tochterzelle. Mitosom mit glashellem Körper und Sphärenrest. Chromatoider Nebenkörper.

Fig. 35. Verwandelte Tochterzelle. Mitosom und Kopfkappe (zum Theil) erkennbar. Achsenfaden, zerfallener chromatoider Nebenkörper in der Schwanzblase. Chromatinbalken im Kern. Sphärenrest im Zellleib.

Fig. 36a. Desgl. Mitosom als Spitzenknopf erkennbar. Chromatinbalken schräg verlaufend. Sphärenrest.

Fig. 36b Desgl. wie Fig. 36a von der Kante gesehen. Sphärenrest.

Fig. 37. Samenfaden aus dem Nebenhoden mit Spirale. Kopf nicht ausgezeichnet.

Fig. 38. Samenfaden aus dem Nebenhoden. Mitosom als Hakenstäbchen sichtbar. Kopfkappe.

(Aus dem II. anatomischen Institut der Berliner Universität).

Durchschneidungsversuche am Nervus Glosso-pharyngeus.

Von

Dr. med. **Semi Meyer.**

Ueber das Verhalten der Neuroepithelien nach Durchschneidung der Nerven besteht in der Literatur eine Meinungsverschiedenheit. Das günstigste Objekt für die Prüfung der Frage ist die Papilla foliata des Kaninchens, die ausschliesslich vom Nervus Glosso-pharyngeus versorgt wird. Während nun mehrere ältere Experimentatoren übereinstimmend einen Schwund der Geschmacksknospen nach Durchschneidung der Nerven gefunden hatten, stellte Baginsky diesen Befund in Frage. Als dann vor kurzem von Sandmeyer wieder die ältere Anschauung vertheidigt wurde, nahm ich auf Anregung von Herrn Dr. Baginsky im Laboratorium von Herrn Prof. Hertwig den Versuch wieder auf, denn mir schien eine genauere histologische Untersuchung etwa eintretender Veränderung sehr wünschenswerth gegenüber dem Fehlen aller Angaben über die Art und Weise, wie die Geschmacksknospen verschwinden, in der Arbeit von Sandmeyer.

Im folgenden will ich jedoch nur die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchung zusammenfassen, und verweise diejenigen Leser, die für die Frage ein weitergehendes Interesse haben, auf meine Inaug.-Dissert. (Dissert. bei der Berliner med. Fac. 1896), in der ich die Veränderungen im Epithel eingehend beschrieben habe.

Dieselben setzten sofort nach der Durchschneidung des Nerven ein und waren bereits nach 30 Stunden so weit fortgeschritten, dass an den Schnitten die veränderte Papille von der normalen zu unterscheiden war. Und zwar war am Fusse der Knospen eine Wucherung der Zellen eingetreten, die die

Abgrenzung der Knospen gegen das Epithel zu verwischen begann. Bis zum zweiten Tage nach der Operation war aus dieser Wucherung eine ununterbrochene Reihe von grossen Epithelzellen hervorgegangen, die dem Septum anlag, während sich normalerweise die Knospen bis dicht an das Bindegewebe erstrecken. Zugleich war auch die seitliche Abgrenzung der Knospen sehr viel undeutlicher geworden, und ausserdem begann sich das Epithel aus der Tiefe der Falten über die Pori der untersten Knospenreihe hinwegzuschieben. Indem die angedeuteten drei Vorgänge, das Wuchern der Zellen am Fusse der Knospen, das allmähliche Undeutlicherwerden der seitlichen Begrenzung der Knospen und das Hinüberschieben des Plattenepithels aus der Tiefe der Furchen, in den nächsten Tagen zusehend Fortschritte machten, waren schon am siebenten Tage nur noch spärliche Reste der Geschmacksknospen erhalten, die sich aber auch nur durch die Querstellung einiger Zellen zu erkennen gaben, und von der normalen scharfen Abgrenzung nichts zeigten.

Ich hebe noch besonders hervor, dass Degenerationserscheinungen an den Zellen der Knospen nie zu sehen waren, vielmehr gingen sie nur allmählich in dem Plattenepithel auf. In den ersten Tagen entstand dadurch ein unregelmässigeres Epithel, indem zwischen die sich abplattenden Elemente grössere eingeschaltet wurden. Im weiteren verschwand auch die Unregelmässigkeit, und am 12. Tage fand ich das Epithel in ein ganz gewöhnliches Plattenepithel umgewandelt. Zugleich hatte sich eine weitere Veränderung eingeleitet, es wucherte nämlich das Epithel in der Tiefe der Furchen mehr als normal und begann allmählich die Furchen auszufüllen, so dass am 16. Tage an der Stelle der seitlichsten Furchen nur noch eine geringe Vertiefung übrig war, die nach der Mitte der Papille zu allerdings grösser wurde.

Es geht also aus dem Studium der histologischen Veränderungen hervor, dass die Zellen der Geschmacksknospen nicht zu Grunde gehen, sondern sich in gewöhnliche Epithelzellen umwandeln. In Bezug auf die Frage, wie dieser Vorgang zu erklären ist, erinnere ich an eine Arbeit von Szymonowicz[1]),

---

1) Arch. für mikr. Anat. Bd. 45. S. 624.

in der er nachwies, dass die Neuroepithelien sich aus der Masse der Epithelzellen dadurch herausdifferenziren, dass sich der Nerv an sie heranlegt. Verschwindet nun der Einfluss des Nerven, der die Function und damit die Form der Zelle bestimmte, so werden wir uns sehr wohl vorstellen können, dass dann die Differenzirung in der Form wieder aufgegeben wird und die Zelle zu dem wird, was sie ohne den Nerveneinfluss war. Die Nervendurchschneidung allein kann natürlich nicht in so kurzer Zeit das Verschwinden der Zellen verursachen, ausserdem habe ich gefunden, dass nur das peripherische Ende des Nerven entartete, woraus in Uebereinstimmung mit den neueren histologischen Befunden sich ergiebt, dass die Verbindung des Nerven mit den Sinneszellen nur die indirecte durch Contact ist, während das trophische Centrum cerebralwärts gelegen sein muss.

(Aus dem histologischen Institut in Wien.)

Ueber die Lymphdrüsen des Macacus rhesus.

Von

stud. med. **Siegmund Schumacher.**

Hierzu Tafel VIII.

Zu dieser Mittheilung bewog mich eine Arbeit von Rawitz[1]), der von mesenterialen Lymphdrüsen des Macacus cynomolgus so aussergewöhnliche Befunde beschreibt, dass es mir von Interesse zu sein schien, das Thema noch einmal aufzugreifen und nachzuprüfen.

Vor Allem sei erwähnt, dass mir leider keine Lymphdrüsen von Macacus cynomolgus zur Verfügung standen, wohl

1) Rawitz, „Ueber die Zellen in den Lymphdrüsen von Macacus cynomolgus". Dies Archiv Bd. 45, 1895.

aber solche von Macacus rhesus. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass bei zwei so nahe verwandten Arten, wie es Macacus cynomolgus und Macacus rhesus sind, tiefgreifende Unterschiede im Baue der Lymphdrüsen nicht vorausgesetzt werden dürfen.

Rawitz scheint nur wenige Lymphdrüsen untersucht zu haben und schliesst vom Aussehen dieser auf das Bild aller mesenterialen Lymphdrüsen bei Macacus cynomolgus.

Die Lymphdrüsen zeigen aber, wovon ich mich nach Untersuchung eines reichlichen Materials überzeugen konnte, bei Macacus vielleicht in noch höherem Grade als bei anderen Thieren, ein sehr wechselndes Verhalten. Nicht nur die mesenterialen Lymphdrüsen zweier Individuen derselben Art, sondern auch die Lymphdrüsen eines und desselben Thieres ergeben oft vollständig verschiedene Befunde; bedingt durch die verschiedenen Aufgaben, die die einzelnen Drüsen zu bestimmter Zeit zu erfüllen haben. Natürlich müssen ausserdem die Lebensverhältnisse des Thieres, Ernährung, Alter u. s. w. einen Einfluss auf das Verhalten der Lymphdrüsen ausüben.

Jedenfalls sind die Lymphdrüsen einem steten Wechsel ihrer morphologischen Elemente unterworfen, wofür schon die Inkonstanz des Vorkommens der Keimcentren spricht.

Gulland[1]) spricht den Gedanken aus, dass im ausgewachsenen Thiere dieselbe Wechselreihe in der Entwicklung der Lymphdrüsen vor sich gehe wie im Embryo.

Stiles[2]) sagt, dass die axillaren Lymphdrüsen in grosser Anzahl während der Lactation entstehen und nach derselben wieder degeneriren.

Gulland nennt solche Lymphdrüsen, die im erwachsenen Thiere nur bei besonderen Anlässen auftreten und dann wieder verschwinden, „tertiäre“.

Zacharow[3]) findet die Umwandlung der Lymphdrüsen in Fett und Bindegewebe als gewöhnlichste Alterserscheinung.

1) Gulland, „The development of lymphatic glands“, Journal of Pathol. and Bacteriol., Edinb. and London 1894.

2) Stiles „The Surgical Anatomy of the Breast and Axillary Lympathic Glands“, Edinb. Med. Journ. 1892.

3) Zacharow, „Zur Frage über die Veränderungen der Lymphdrüsen im Greisenalter“. Dissertation. St. Petersburg 1891.

Es müssen sich daher fehlerhafte Anschauungen ergeben, wenn man bei Organen, die kein konstantes Bild aufweisen, von wenigen beobachteten Fällen auf die Allgemeinheit schliesst. Es liegt daher die Vermuthung nahe, dass Rawitz nur wenige Lymphdrüsen untersucht hat.

Behandlung.

Von Macacus rhesus konnte ich von zwei Thieren Lymphdrüsen untersuchen. Dieselben wurden lebenswarm theils in Flemming'scher Lösung, theils in Pikrinsäure-Sublimat gehärtet, in Paraffin oder Celloidin eingebettet und nach verschiedenen Färbemethoden gefärbt. Die Schnitte aus Pikrinsäure-Sublimat mit Hämalaun und Eosin; nach Mann (Reaction auf Bindegewebe): mit Methylblau und Eosin; nach van Gieson: mit Delafield'schem Hämatoxylin und Pikrinsäure-Säurefuchsin.

Die Schnitte aus Flemming'scher Lösung mit Safranin und nach Rawitz' adjektiver Methode: mit Tannin-Brechweinstein-Safranin.

Erwähnen muss ich, dass ich mit letzterer Färbungsart, trotz wiederholter Versuche, keine befriedigenden Resultate erzielte.

Allgemeines Bild der Lymphdrüsen des Macacus.

Rawitz spricht die Ansicht aus, dass in der Rindenparthie der Lymphdrüsen bei Macacus Rindenknoten und infolge dessen auch Keimcentren fehlen. Er beschreibt die Rindensubstanz als gleichmässig punktirte Organparthie, die nur von einigen durch Gefässdurchschnitte verursachte Lücken unterbrochen wird und sich in unregelmässigen Umrissen gegen die Marksubstanz abgrenzt. Nach diesem Befunde urtheilt Rawitz, dass die mesenterialen Lymphdrüsen von Macacus cynomolgus einem Rindenknoten der Lymphdrüse eines anderen Säugethieres gleichwerthig sei und sagt weiter: „. . . Man muss dann, wenn diese Auffassung zu Recht besteht — und ich sehe vorläufig nichts, was sie unhaltbar zu machen geeignet wäre — die ganze hier noch als Marksubstanz bezeichnete Parthie, als Secundärknötchen im Sinne Flemming's und den mit Rinde bezeichneten Abschnitt als gleichwerthig der durch dunklere Färbung sich auszeichnenden

Rinde der Follikel anderer Lymphdrüsen, als Keimlager im Sinne Brücke's ansprechen."

Es wäre ja möglich, ja es ist sogar wahrscheinlich, dass bei Macacus wirklich Lymphdrüsen vorkommen, die nur aus einem Rindenfollikel bestehen; ebenso gut wie Gulland in der Achselhöhle neben den gewöhnlichen Lymphdrüsen sehr kleine (1—2 mm im Durchmesser) fand, welche nur aus einem einzigen Lymphfollikel bestehen und von einem unverzweigten Lymphsinus umgeben sind.

Es bestände also kein so grosser Unterschied zwischen den Lymphdrüsen des Macacus und den sonst beschriebenen, wenn man auch annehmen könnte, dass die von Rawitz beschriebenen Lymphdrüsen wirklich nur einem Rindenfollikel mit Keimcentrum entsprächen.

Vergleicht man aber die Abbildung und Beschreibung der Drüsen in der Rawitz'schen Arbeit mit einem gewöhnlichen Rindenfollikel mit Keimcentrum, so kommt man zur Einsicht, dass grosse Unterschiede zwischen beiden Vergleichsobjekten bestehen, welche wohl geeignet sind ohne weiteres die Rawitzsche Auffassung unhaltbar zu machen. Die von Rawitz beschriebene Drüse unterscheidet sich von einem gewöhnlichen Rindenfollikel mit Sekundärknötchen in folgenden Punkten:

1. Scheint die Grösse der abgebildeten Lymphdrüse, wenn auch weder Vergrösserung, noch Maass angegeben ist, so weit man aus den Dimensionen der Zellen, die nur als feine Punkte erscheinen, schliessen kann, viel zu bedeutend, um einem einzigen Rindenknoten entsprechen zu können.

2. Besteht das angebliche Keimcentrum aus einem Reticulum, in dem freie Riesenzellen mit 5—7 Kernen liegen, die 3—5 mal grösser als die protoplasmareichen Zellen sind, was in einem wirklichen Keimcentrum niemals vorkommt.

3. Dadurch, dass die Lymphocyten der Rindensubstanz gegen das angebliche Keimcentrum durch eine ausgezackte, theilweise unterbrochene Begrenzungslinie absetzen, im Gegensatze zu den Befunden an wirklichen Keimcentren.

Aus diesen Gründen glaube ich den Befund von Rawitz so deuten zu dürfen, dass derselbe Lymphdrüsen im Stadium der Ruhe, respektive der Degeneration, mit Rinden und Marksubstanz vor sich hatte.

Dieselbe Ansicht spricht Saxer[1]) in einer Anmerkung seiner eben erschienenen grossen Arbeit „über Entwicklung und Bau der normalen Lymphdrüsen etc." aus, von welcher ich erst kurz vor Beendigung meiner Untersuchungen Einsicht nehmen konnte.

Eine ähnliche Lymphdrüse, wie die von Rawitz beschriebene, habe ich in der Nähe des Ureters von Macacus gefunden. Allerdings waren noch einige Andeutungen von „Sekundärknötchen" vorhanden; ich vermeide den Ausdruck „Keimcentren", da in diesem Falle sicher die morphologische Bezeichnung besser als die physiologische am Platze ist, denn die helleren, rundlichen Parthien in den Rindenknoten zeigen keine Regenerations-, sondern die deutlichsten Degenerations-Erscheinungen.

Eine andere, mesenteriale, Lymphdrüse bildete gerade das Gegentheil der vorerwähnten; schon makroskopisch waren an der ganzen Oberfläche, regelmässig vertheilt, deutliche knötchenartige, annähernd kreisförmig begrenzte Erhebungen sichtbar (Fig. 1). Der mikroskopische Befund rechtfertigte den makroskopischen: ein Rindenknoten neben dem anderen mit sehr schön ausgebildeten Keimcentren (Fig. 2).

Sekundärknötchen (Keimcentren).

In allen von mir untersuchten Lymphdrüsen fanden sich, wenn auch, wie oben erwähnt, manchmal nur andeutungsweise Sekundärknötchen. In den meisten Fällen lassen sich an den Rindenknoten die drei gewöhnlich beschriebenen Schichten unterscheiden; zu innerst das helle Keimcentrum, dann ein dunklerer Ring mit sehr dicht stehenden Lymphocyten und die äusserste, wieder etwas hellere, breite Zone, in welcher die Lymphocyten weniger gedrängt angeordnet erscheinen. In der Mehrzahl der untersuchten Lymphdrüsen wird der Sekundärknoten dargestellt von den „theilungsreifen" Zellen, Zellen mit grösserem Protoplasmaleib, mit grossen, hellen „vesiculären" Zellkernen und deutlichen Kernkörperchen.

In vielen Keimcentren fanden sich zahlreiche Mitosen, in

1) Saxer, „Ueber Entwicklung und Bau der normalen Lymphdrüsen etc". Anatomische Hefte 19./20. I. Abth. 1896.

einem derselben konnte ich an einem Schnitte deren 15 zählen. Nach genauer Prüfung traf ich in jeder untersuchten Lymphdrüse Mitosen an, wenn auch nicht immer im Sekundärknötchen, so doch in protoplasmareichen Reticulumzellen.

Rawitz hebt hervor keine einzige Mitose gefunden zu haben — nur einmal sah er eine Zelle, welche einen amitotisch sich theilenden Kern besass. Auf Grund dieser Beobachtung lässt er den Flemming'schen Satz: „Die Lymphknoten sind Brutstätten der Neubildung von Lymphzellen auf dem Wege indirekter Theilung", für die von ihm untersuchten Lymphdrüsen des Macacus nicht gelten. Unter „Irrthum vorbehalten" spricht er die Ansicht aus, dass ausschliesslich durch den Zerfall von Riesenzellen körperliche Elemente dem Lymphstrom zugeführt werden, nicht aber durch Theilung von Lymphzellen.

Nach meinen Untersuchungen gilt der Flemming'sche Satz, solange es sich nicht um degenerirende, respektive ruhende Drüsen handelt, so gut wie für die Lymphdrüsen anderer Thiere, auch für die des Macacus, wie es ja von vornherein nicht anders zu erwarten ist.

Wie schon oben erwähnt zeigen nicht alle Sekundärknötchen Regenerations-, sondern manche auch Degenerations-Vorgänge. Zunächst fällt in manchen derselben der ausserordentliche Reichthum von grobfaserigem Bindegewebe auf. Dass diese Bindegewebsanhäufungen einzig und allein auf die Wandungen von Blutgefässen zu beziehen wären, welche nach Gulland bei reichlichem Vorhandensein so verlaufen, dass ihre Endschlingen im Centrum angeheftet sind und von einem feinfaserigen und feinmaschigen Bindegewebe gestützt werden, lässt sich nicht annehmen, da man reichliches Bindegewebe in Sekundärknoten findet, welche nur äusserst spärlich Capillaren besitzen. In einem späteren Degenerationsstadium erscheint das Sekundärknötchen nicht mehr hell infolge der theilungsreifen Zellen mit ihren hellen Kernen, sondern infolge einer fast homogenen Masse, die deren Stelle einnimmt und nur durch stark tingible Kernreste, Reste rother Blutkörperchen, Pigmentkörnchen, grössere Pigment-Schollen und feinste Fasern unterbrochen wird (Fig. 3).

Jedenfalls findet an solchen Stellen Zellzerfall, und wahrscheinlich eine hyaline Degeneration des Bindegewebes statt, wofür auch die Ergebnisse der van Gieson'schen Färbung,

bei der sich die degenerirten Parthien roth färben, sprechen würden.

In anderen Sekundärknoten sieht man neben der homogenen, degenerirten Substanz noch normale Zellen des Keimcentrums.

Die Degeneration scheint häufig in den centralen Gefässen des Sekundärknötchens zu beginnen; die Gefäss-Endothelkerne vergrössern sich, lösen sich theilweise von der Gefässwandung ab, die Gefässwand wird immer breiter durch Anlagerung neuer Bindegewebsschichten und bildet schliesslich eine fast homogene Masse, in der nur mehr eine Andeutung der faserigen Struktur zu erkennen ist (Fig. 4). Für den bei dieser Degeneration zugleich stattfindenden Zellzerfall spricht das Vorkommen der Kernreste in den degenerirten Massen.

Erwähnen möchte ich noch, dass es sich in den von mir beobachteten Fällen nicht um eine krankhafte Veränderung gehandelt haben kann, da das Thier, von dem diese Drüsen stammen, vollständig gesund war.

Auf Grund dieser Beobachtungen lässt sich behaupten, dass die Sekundärknötchen nicht nur Brutstätten von Lymphzellen sind, sondern wenigstens zeitweise auch Stätten der Degeneration und des Unterganges von Zellen bilden.

Heidenhain, De Bruyne, Hoyer, Gulland[1], Demoor[2]) und andere halten Flemming's tingible Körper für Reste degenerirter Leucocytenkerne. Da dieselben nach der Angabe Flemming's an die Keimcentren gebunden sein sollen, so würde auch ihr Vorkommen in den Sekundärknötchen auf einen Zellzerfall schliessen lassen. Es wäre daran zu denken, dass Zellen, welche im Sekundärknötchen zerstört werden, theilweise als Nahrungsmaterial für die sich theilenden Zellen dienen können.

Die Markstränge scheinen in den Lymphdrüsen des Macacus äusserst spärlich zu sein, mitunter beschränken sie sich auf eine schmale Scheide von Lymphzellen, die concentrisch um die Gefässe angeordnet sind.

1) Gulland, „The Nature and Varieties of Leucocytes". Reports of the Lab. of. Roy. Coll. Physic. Edinb. Vol. III. 1891.

2) Demoor, „Recherches sur la structure du Tissu réticulé". Archives de Biologie 1893.

Reticulum und Phagocyten.

Ueber das Reticulum des adenoiden Gewebes herrschen zwei verschiedene Ansichten.

Die Anhänger der einen sagen, das Reticulum besteht aus Zellen, die mit Ausläufern anastomosiren.

Die Anhänger der anderen Ansicht lassen das Reticulum aus Bindegewebsfasern bestehen, denen Zellen nur angelagert sind, sowie dies beim fibrillären Bindegewebe der Fall ist. Mall[1]) sieht in dem Reticulum ein Fasergewebe besonderer Art, das sich sowohl vom leimgebenden als elastischen unterscheide. Den Uebergang zwischen den beiden Hauptansichten bilden jene Autoren, welche nur in der embryonalen, oder jugendlichen Drüse zelliges Reticulum annehmen.

Von den neueren Autoren werden verschiedene Standpunkte vertreten.

Demoor findet immer, auch bei Lymphdrüsen sehr alter Thiere, das Reticulum zellig.

Czermack[2]), der die Ergebnisse der Hoyer'schen Trypsin-Verdauungsversuche einfach darauf zurückführt, dass das Protoplasma der Zellen verdaut wurde und die Kerne herausfielen, giebt die Möglichkeit der Umwandlung des zelligen Reticulums in ein faseriges zu.

Gulland betrachtet das Reticulum der Lymphdrüsen als Abkömmling eines gewöhnlichen, fibrillären Bindegewebes, das durch Leucocyten-Einwanderung aufgefasert wurde und wird daher schon durch seine Entwicklungstheorie zu der Annahme eines faserigen und nicht zelligen Reticulums geführt.

Saxer tritt mit voller Bestimmtheit für das zellige Reticulum ein und widerlegt die Ansicht Gulland's.

Meine Beobachtungen über das Reticulum in den Lymphdrüsen des Macacus ergeben so verschiedene Befunde, dass man

---

1) Mall, „Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen". Abhandl. der math. phys. Classe der kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1891.

2) Czermack, „Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammenhang und Funktion der Lymphknötchen der Darmwand". Dies Archiv, Bd. 42. 1894.

unwillkürlich zum Gedanken einer fortwährenden Bildung und Rückbildung der Lymphdrüsen gezwungen wird.

Nur in einem Punkte stimmt das Reticulum aller von mir untersuchten Drüsen überein, es ist stets zellig; wenigstens ausserhalb der Rindenknoten. Wie weit diese Behauptung auch für das Reticulum der Rindenknoten gilt, lässt sich schwer entscheiden; es wäre ja möglich, dass hier das Reticulum thatsächlich nur aus Fasern bestände, denen Zellen angelagert sind. Es könnte hier eine vollständige Umwandlung der Zellen in Bindegewebe stattgefunden haben — eine „Fibroplasia completa" nach Czermack. Insbesondere erregen jene Stellen Zweifel über die zellige Natur des Reticulum im Sekundärknötchen, welche, wie schon früher erwähnt, grosse Massen anscheinend fibrillären Bindegewebes mit verhältnissmässig wenig Kernen aufweisen. In anderen Rindenknoten scheint das Reticulum in direktem Zusammenhange mit Zellen zu stehen.

In den meisten Lymphdrüsen füllt ein zelliges Gewebe die Zwischenräume zwischen den benachbarten Rindenknoten oft auf grosse Strecken so vollständig aus, dass kein Raum für die Lymphbahnen in der Rindensubstanz übrig bleibt. Nur der Rand-Sinus zeigt sich manchmal in grösserer Ausdehnung (Fig. 5, *RS*). Dieses Gewebe bildet compacte Zellmassen und wird streckenweise durch keine Lücke unterbrochen (Fig. 5, *Z*). Erst gegen das Innere der Marksubstanz löst sich das geschlossene Gewebe in Zellbalken auf und lässt zwischen diesen zahlreiche Lymphbahnen frei (Fig. 5, *R*). Ich will dieses Gewebe der Einfachheit halber „Zwischengewebe" nennen. Die Bezeichnung Reticulum scheint für dieses Gewebe nicht mehr passend zu sein; denn Reticulum bedeutet doch Netzchen. Hier handelt es sich aber um geschlossene Zellmassen; erst nachdem sich das Zwischengewebe aufgefasert hat, kann man von Reticulum sprechen. Auch lässt sich dieses Gewebe nicht mit dem Balkengewebe direkt vergleichen, welches in den mesenterialen Lymphdrüsen der Wiederkäuer die Lymphbahnen durchsetzt. Da es in gewissem Sinne die Charaktere und die physiologische Bedeutung des Trabekulargewebes und des Balkengewebes der typischen Lymphbahnen in sich vereinigt, lässt sich dieses Zwischengewebe weder der einen noch der anderen dieser Gewebeformen zuweisen.

Die Zellen, welche dieses Zwischengewebe zusammensetzen, sind protoplasmareich und stehen nicht mit gegenseitigen Ausläufern in Continuität, sondern nur in Contiguität; sie lagern sich epithelartig an einander an (Fig. 6). Ihre Form erscheint meist unregelmässig polygonal; häufig finden sich aber Uebergänge zu abgerundeten Formen. Die Zellkerne sind gross, meist rund oder oval, seltener unregelmässig geformt; sie erscheinen im Vergleiche zu den Lymphocytenkernen hell, epitheloid und erinnern sehr an die Kerne der theilungsreifen Zellen des Keimcentrums.

Gewöhnlich zeigen sie ein deutliches, mitunter auch zwei Kernkörperchen. Manche dieser protoplasmareichen Zwischengewebszellen enthalten Lymphocyten, andere rothe Blutkörperchen. Wiederholt sah ich Mitosen dieser Zellen.

In anderen Drüsen erscheint das Zwischengewebe aus spindelförmigen, langgestreckten Zellen gebildet, füllt aber wiederum den ganzen Raum zwischen den Rindenknoten aus; fasert sich gegen die Marksubstanz in typische Reticulumzellen mit feinen anastomosirenden Ausläufern auf (Fig. 8), oder geht in breitere Zellreihen über. Bei allen länglichen Zellen erscheint der Zellkern in der Richtung der Längsachse der Zellen gestreckt.

Durch das Vorhandensein dieses Zwischengewebes und das Fehlen eigentlicher Trabekel unterscheiden sich die Lymphdrüsen des Macacus sehr wesentlich von den gewöhnlich als Typus beschriebenen mesenterialen Lymphdrüsen des Ochsen, so dass es berechtigt schiene zwei verschiedene Typen der Lymphdrüsen aufzustellen.

<table>
<tr><th>I. Typus.</th><th>II. Typus.</th></tr>
<tr><td>(Entsprechend den mesenterialen Lymphdrüsen der Wiederkäuer.)
Zwischen den Rindenknoten Lymphsinuse, in diese ragen fibrillär bindegewebige Trabekel hinein, welche feine Fasern gegen die benachbarten Rindenknoten aussenden. Kein Zwischengewebe.
Reticulum der Lymphbahnen faserig, von Endothelzellen bedeckt.</td><td>(Entsprechend den Lymphdrüsen des Menschen, des Affen, der Katze u. s. w.)
Zwischen den Rindenknoten keine Lymphsinuse, der diesen entsprechende Raum ausgefüllt durch ein Zwischengewebe, eigentliche Trabekel fehlen fast ganz.
Reticulum der Lymphbahnen zellig.</td></tr>
</table>

Die strittige Frage über die Beschaffenheit des Reticulums der Rindenknoten und Markstränge — des eigentlichen adenoiden

Gewebes — lasse ich offen stehen, da ich, wie früher erwähnt, nicht im Stande bin, hierüber etwas Sicheres auszusagen.

Bei einer vergleichshalber untersuchten Lymphdrüse der Katze fand ich ebenfalls das Zwischengewebe aus protoplasmareichen Zellen bestehen, an manchen Stellen aber schon einen Uebergang desselben in einen fibrillär bindegewebigen Trabekel (Fig. 7).

Chiewitz[1]) sah in den Lymphdrüsen eines menschlichen Embryo Häutchen mit blassen Kernen, die sich in Verbindung mit einem Fadennetz befanden, und sagt: „An mehreren Stellen konnte ich deutlich wahrnehmen wie die Häutchen nicht dem Fadennetz einfach auflagern, sondern sich mit ihnen in Continuität befinden, als wären die Fasern durch eine theilweise Umbildung der Zellen hervorgegangen."

Saxer bestätigt den Befund, der, wie er sagt, von Sertoli und namentlich Chiewitz für die embryonalen Lymphdrüsen, von vielen anderen für erwachsene normale und pathologische erhoben wurde, dass die Zellen des Reticulum, namentlich in den Lymphbahnen, eine ganz ausserordentliche Flächenausdehnung erreichen können, so dass sie wie Häutchen oder Membranen ausgespannt erscheinen. Er widerlegt die Ansicht Klein's, dass das Reticulum überhaupt immer ein Wabenwerk von Membranen darstelle, und dass das gewöhnlich zur Anschauung kommende Faserwerk einen Durchschnitt von Membranen darstelle.

Nach meiner Ansicht kann es sich in dem von mir beschriebenen Zwischengewebe nicht um Häutchen oder Membranen handeln, sondern um nach allen Raumrichtungen ziemlich gleich entwickelte Zellmassen und Zellbalken. Da man nicht annehmen kann, dass alle Membranen parallel flächenhaft ausgebreitet sind, so müsste man allenthalben Querschnitte der Membranen sehen, was ich aber nicht bestätigen kann. Wären es wirklich parallel ausgespannte Membranen, so wäre es sehr sonderbar, dass diese Membranen so dicht übereinanderliegen, dass man auf jedem Schnitte eine zu Gesichte bekäme. Einen Zusammenhang des fibrillären mit dem reticulären Bindegewebe, oder mit dem Zwischengewebe glaube ich bestätigen zu können.

---

1) Chiewitz, „Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen im erwachsenen und foetalen Zustande". Dies Archiv 1881.

In der Lymphdrüse einer Katze sah ich einen fibrillären Trabekel zwischen zwei Rindenknoten in die Lymphbahn hineinragen (Fig. 7); von ihm aus gingen einige Fasern in den benachbarten Follikel, der sich offenbar infolge von Schrumpfung etwas abgehoben hatte. Der Hauptstrang erschien deutlich längsgestreift und zeigte mehrere abgeplattete, sich sehr dunkel färbende Kerne. Im weiteren Verlaufe gegen die Marksubstanz fasert sich der Trabekel immer mehr und mehr auf, zunächst in längliche Zellen mit länglichen, schon helleren Kernen; weiter nach innen werden die Zellen immer breiter, womit auch ein Breiterwerden des ganzen Stranges bedingt ist; das fibrilläre Bindegewebe ist in ein Zwischengewebe übergegangen (Fig. 7 *Z*). Die Zellkerne sind mehr rund und hell, viele Zellen werden rundlich, der Zellzusammenhang scheint sich zu lockern, einige Zellen enthalten Pigment, viele in grossen Mengen Lymphocyten. Der Zusammenhang dieser Phagocyten mit dem Bindegewebe ist unverkennbar. Es scheinen sich Reticulumzellen in Phagocyten umwandeln zu können, oder umgekehrt Phagocyten in Reticulumzellen.

Ganz ähnliche Uebergangsbilder von einem mehr fibrillären Bindegewebe in ein protoplasmareiches und von einem protoplasmareichen in ein protoplasmaärmeres mit feinen Ausläufern sah ich wiederholt bei Macacus.

Ich will nun etwas näher auf die Phagocyten eingehen, da sie gerade bei Macacus ein besonderes Interesse darbieten. Den von Rawitz gebrauchten Ausdruck „Riesenzellen“ will ich vermeiden, da er leicht zu Verwechslung dieser Phagocyten mit embryonalen Riesenzellen blutbildender Organe, oder mit den Megacaryocyten des Knochenmarks führen könnte, mit denen die von mir zu beschreibenden Zellen nichts gemein haben, und weil ich mit dem Namen auch zugleich die von mir den Zellen beigelegte Funktion bezeichnen möchte.

Obwohl einige Unterschiede zwischen den von Rawitz beschriebenen Riesenzellen und den von mir beobachteten Phagocyten vorhanden sind, so kann man doch kaum daran zweifeln, dass wir analoge Elemente beobachtet haben; der Hauptunterschied liegt nur in der Auffassung ihrer Funktion.

Besonders schön konnte ich diese Phagocyten in einer kleinen Lymphdrüse in der Nähe des Ureters von Macacus be-

obachten. Markstränge und Rindenknoten fehlen fast ganz, die Lymphbahnen sind ausserordentlich weit, das Reticulum sehr spärlich, in den Maschen desselben, mit Ausnahme der Phagocyten, wenig zellige Elemente. Die Lymphdrüse scheint — um mich des Ausdruckes von Czermack zu bedienen — „wie von der Natur ausgepinselt". Auffallend ist nur wieder, dass andere Lymphdrüsen desselben Thieres keineswegs wie ausgepinselt, sondern im Gegentheil sehr zellreich erscheinen.

Auf jedem Schnitte der vorerwähnten zellarmen Drüse findet sich eine grosse Anzahl von Phagocyten, von denen die Mehrzahl vollgepfropft mit rothen Blutkörperchen erscheint (Fig. 8).

Dass die eingeschlossenen Gebilde zum grössten Theil wirklich rothe Blutkörperchen sind, steht ausser jedem Zweifel. Sie färben sich bei Hämalaun-Eosin-Färbung genau so roth, wie die rothen Blutkörperchen in den Gefässen, bei van Gieson'scher Färbung ebenfalls charakteristisch gelb. Einige von ihnen zeigen noch deutliche biconcave Gestalt, die meisten sind aber kugelig. Sind sie sehr zahlreich in einer Zelle enthalten, so erscheinen sie an verschiedenen Seiten durch den gegenseitigen Druck abgeplattet. Die Zahl der eingeschlossenen rothen Blutkörperchen kann eine ausserordentlich grosse sein, in einem Phagocyten zählte ich deren über zwanzig; in anderen Fällen findet man nur eines oder zwei in einer Zelle. Frei in den Lymphbahnen liegen rothe Blutkörperchen in mässiger Anzahl, aber alle sehr gut erhalten.

Die Gestalt der Phagocyten ist gewöhnlich rund, manche sind unregelmässig gestaltet und zeigen deutliche Ausläufer, (Fig. 10), welche mitunter direkt mit Ausläufern von Reticulumzellen in Verbindung stehen (Fig. 11). Ihr Protoplasma erscheint fein granulirt. Die meisten enthalten einen Kern, manche auch zwei, sehr selten sah ich drei oder mehrerere Kerne in einer Zelle.

Die Zellkerne entsprechen genau den Kernen der protoplasmareichen Bindegewebszellen, nur in den zerfallenden Phagocyten zeigen sie verschiedene Degenerationszustände. Normalerweise sind sie meist oval oder rund, mitunter auch unregelmässig, zwerchsackförmig etc. gestaltet. Sie enthalten ein, seltener zwei deutliche Kernkörperchen.

Rawitz spricht diese für Chromatinbrocken an, weil sie sich bei seiner adjektiven Färbemethode gelb färben.

Ich muss sie entschieden für Kernkörperchen ansehen, da sie sich, ausser in sehr stark gefärbten Präparaten, wo sie dunkel erscheinen, mit Eosin roth färben.

Die Phagocyten sind Omnivoren. Ausser den rothen Blutkörperchen enthalten sie polymorphkernige Leucocyten, Lymphocytenkerne und Kernreste in den verschiedensten Degenerationsstadien. Häufig trifft man runde, kleine Körperchen, die sich sehr intensiv violet färben, aber stets bedeutend kleiner sind als die Lymphocytenkerne, also auch kleiner als die von Rawitz beschriebenen „homogenen Körper", meist eines bis drei in einer Zelle. Ich halte sie für Kernreste und identisch den Flemmingschen „tingiblen Körpern". Oft kann man in einer einzigen Zelle die verschiedenen eingeschlossenen Bestandtheile wahrnehmen (Fig. 12 u. 10).

Nach Rawitz enthalten die Riesenzellen 5—7 Kerne, seltener einen oder zwei. Die Beschreibung derselben stimmt genau mit meinem Befunde der Phagocytenkerne.

Als einen Degenerationsvorgang der Riesenzellen erwähnt Rawitz die Bildung „homogener Körperchen". „. . . Der Leib der Riesenzellen, welche homogene Körperchen enthalten, erscheint gewissermassen durchlöchert, und in den Löchern, oder vielleicht richtiger Blasen, liegen die betreffenden Körperchen.

Die Körperchen sind ganz homogene, scharf contourirte Gebilde; sie sind nicht mit rothen Blutkörperchen zu verwechseln."

Die Beweisgründe, welche Rawitz aufführt, dass diese homogenen Körper keine rothen Blutkörperchen sein können, sind folgende:

1. Stimmt ihre Grösse nicht mit der der rothen Blutkörperchen, sie sind etwas zu klein.

2. Fehlen stets die Dellen.

3. Gelangen sie massenhaft in die Lymphbahn. „. . . Die homogenen Körper aber trifft man massenhaft zwischen der körnig geronnenen Lymphe; und auch in den Gefässen haben sie meist ihre kugelige Gestalt bewahrt und nur hie und da ist durch die infolge der Gerinnung der Lymphe eingetretene Schrumpfung und durch die damit bewirkte Compression die Gestalt eine mehr flache."

Dass diese Gebilde sich durch Gestalt und Verhalten von

den tingiblen Körpern Flemming's unterscheiden, giebt Rawitz selbst zu, trotzdem hält er sie denselben gleichwerthig.

Was den ersten und zweiten Punkt betrifft, dass die Grösse nicht mit der rother Blutkörperchen, oder nur mit der der kleinsten beim Affen vorkommenden rothen Blutkörperchen, wie Rawitz selbst zugiebt, übereinstimmt, und dass die fraglichen Gebilde dellenlos sind, lässt sich folgendes erwidern: Es ist sehr leicht möglich, dass die rothen Blutkörperchen bevor sie zerfallen eine kugelige Gestalt annehmen; ist dies der Fall, so muss mit dieser Formänderung zugleich eine Abnahme des grössten Durchmessers eintreten. Ich sah, wie ja schon bemerkt, wiederholt in den Phagocyten neben den runden, kleineren rothen Blutkörperchen noch solche mit deutlichen Dellen; ebenso zeigten sie in den Lymphbahnen der Drüse stets deutlich die charakteristische Gestalt der rothen Blutkörper.

Auf den dritten Punkt kann ich nur erwidern, dass ich wohl in den Lymphbahnen, nie aber in Lymphgefässen ausserhalb der Lymphdrüsen rothe Blutkörperchen gesehen habe; — sollte nicht etwa eine Verwechslung der Lymphgefässe mit Venen stattgefunden haben? — Dass aber infolge der Gerinnung der Lymphe und der dadurch eingetretenen Compression runde Körper sich in flache verwandeln könnten, scheint mir wenig wahrscheinlich, da doch die Compression in der Regel von allen Seiten gleichmässig wirken wird, und so höchstens aus grösseren runden Körpern, kleinere runde, oder an vielen Seiten abgeflachte, polygonale, infolge des Angedrücktwerdens an benachbarte Körper, entstehen können.

Dass die rothen Blutkörperchen, so wie es Rawitz beschreibt, scheinbar in Blasen liegen, kann ich in einigen Fällen bestätigen, möglicherweise ist dies die Folge einer natürlichen Schrumpfung der Blutkörperchen nach ihrer Aufnahme; ausserdem scheint die adjektive Färbungsmethode, so viel ich gesehen habe, sehr geeignet, Schrumpfungsvorgänge einzuleiten.

Es drängt sich die Frage auf, ob die rothen Blutkörperchen in diesen Zellen gebildet, oder zerstört werden. Betrachtet man unbefangen nur das vorliegende Objekt, so würde man eher daran denken, dass eine Bildung von rothen Blutkörperchen stattfindet, als eine Zerstörung derselben.

Man findet nämlich einzelne Zellen, die mit rothen Blut-

körperchen überladen sind, geplatzt, die Blutkörperchen ragen über die Zelle hinaus, die Zellumrisse sind vollkommen unbestimmt, das Protoplasma in einen körnigen Detritus zerfallen (Fig. 13) oder nur mehr in Form von spärlichen, faserförmigen Resten erhalten, in denen sich noch der Kern befindet; die rothen Blutkörperchen werden frei (Fig. 14); häufig zerfällt auch der Zellkern (Fig. 13).

Es kann sich in solchen Fällen nur um eine Ueberfüllung des Phagocyten mit rothen Blutkörperchen handeln, er ist nicht im Stande eine solche Menge zu verdauen und geht selbst daran zu Grunde. Die freigewordenen rothen Blutkörperchen müssen von anderen Phagocyten aufgezehrt werden.

Kultschitzky[1]) stellt eine Hypothese über die Bildung der rothen Blutkörperchen innerhab lymphoider Elemente auf, er nimmt die Schleicher'sche „karyokinetische Masse" zu Hülfe und lässt die rothen Blutkörperchen sich aus dieser Masse differenziren, nach aussen dringen, das Protoplasma der Mutterzellen unter Vacuolen und Gasbildung zu Grunde gehen.

Es bedarf wohl kaum einer Erwähnung, dass diese Theorie für unsere heutigen Begriffe nicht mehr annehmbar erscheint, da soviel feststeht, dass rothe Blutkörperchen sich nur aus kernhaltigen Vorstufen entwickeln. In diesem Sinne sehen Löwit[2]), Gibson[3]) Grünberg[4]), Saxer, letzterer aber nur im embryonalen Leben, die Lymphdrüsen als Brutstätten von rothen Blutkörperchen an.

Nie konnte ich, weder freie noch in Phagocyten eingeschlossene Erythroblasten finden; es ist daher nicht möglich, dass besprochene Riesenzellen die Bildungsstätten rother Blutkörperchen

---

1) Kultschitzky, „Die Entstehung der rothen Blutkörperchen bei Säugethieren". Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft in Charkow. Bd. XV.

2) Löwit, „Ueber die Bildung weisser und rother Blutkörperchen". Sitzungsberichte der Wiener Akad. Nat. Cl. Abth. III. Bd. 88. Ferner: „Die Umwandlung der Erythroblasten in rothe Blutkörpercher"; ebendort Bd. 95.

3) Gibson, „The blood-forming organs and blood formation." Journal of anat. and physiology. Vol. XX. 1886.

4) Grünberg, „Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Blutkörperchen in den Lymphdrüsen". Inaug.-Dissert. Dorpat 1891.

sind, wenngleich Rawitz gefunden hat, dass diese in den Riesenzellen gebildeten „homogenen Körper" die einzigen morphotischen Elemente sind, die — nach seinen Präparaten — in den Kreislauf übertreten.

Nach meinen Präparaten treten nicht diese „homogenen Körper", die ich mit rothen Blutkörperchen identificire in die Blutbahn über, wohl aber Lymphzellen, wofür die zahlreichen Mitosen in manchen Lymphdrüsen sprechen.

Hoyer[1]) fand rothe Blutkörperchen haltige Zellen in mesenterialen Lymphdrüsen nach vorausgegangenem Blutergusse am Darm, öfter fand er auch solche vereinzelt in Lymphdrüsen normaler Thiere.

Grünberg fand mit rothen Blutkörperchen vollgepfropfte Phagocyten in reichlichstem Maasse nach Milzexstirpation, nie aber in Lymphdrüsen normaler Thiere.

Gulland[2]) sagt, dass in den „Macrophagen" hauptsächlich nach Blutkörperchen zerstörenden Giften rothe Blutkörperchen vorkommen.

Dass es sich in den von mir beobachteten Fällen um eine Zerstörung von rothen Blutkörperchen handelt, geht daraus hervor, dass man in manchen Phagocyten nicht mehr die Grenzen der einzelnen Blutkörperchen unterscheiden kann (Fig. 11 u. 8 bei zr). Der Zellinhalt bildet eine rothe, schollige Masse. Ferner, dass man in anderen Lymphdrüsen ganze Parthien des Reticulums und der noch vorhandenen Phagocyten mit gelbbraunem Pigment erfüllt sieht, dessen Herkunft wohl auf zerfallene rothe Blutkörperchen zu beziehen ist.

Das Reticulum erscheint in diesen Fällen in den Rindenparthien aus mehr länglichen Zellen gebildet, in den centralen Parthien aus protoplasmareicheren sternförmig verästelten Zellen und zeigt deutlich körnige Struktur, so dass man hier nie von einem faserigen Reticulum sprechen könnte.

Das Auftreten von Pigment im Reticulum sieht Frey[3])

1) Hoyer, „Beiträge zur Kenntniss der Lymphdrüsen". Dies Archiv Bd. 34.

2) Gulland, „The Nature and Varieties of Leucocytes". Rep. Lab. Roy. Coll. Phys. Edin. Vol. III.

3) Frey, „Zur Anatomie der Lymphdrüsen". A. d. Vierteljahrsschrift. der nat. Gesellschaft in Zürich. Jahrg. V. 1861.

als eine Alterserscheinung an. Demoor[1]) kann diese Angabe nicht bestätigen.

Die Phagocyten dieser Lymphdrüsen zeigen meist runde, seltener unregelmässige Gestalt und scheinen sich auch hier manchmal mit Protoplasmafortsätzen mit dem Reticulum in Verbindung zu setzen. Auch sie enthalten Pigment; es liegt häufig in helleren kugeligen Stellen, Vacuolen, in Form von feinen gelben Körnchen, während das Pigment der Reticulumzellen viel gröber und dunkler braungelb gefärbt erscheint. Die Vacuolen sind häufig so gross, dass nur ein Protoplasmasaum übrig bleibt, und der Kern flach gedrückt erscheint (Fig. 15 u. 16). Auch dieser Saum kann verschwinden, so dass nur mehr der Kern, der ebenfalls Degenerations-Erscheinungen aufweist, und die gelbe körnige Masse der Pigmentvacuole übrig bleibt (Fig. 17 a).

Sehr häufig findet man in diesen Pigmentvacuolen der Phagocyten, schmale, meist gerade Stäbchen, welche sich mit Eosin genau so wie die rothen Blutkörperchen färben. Ihre Länge schwankt ausserordentlich; die kleinsten sind gerade noch bei starker Vergrösserung sichtbar, während andere die ganze Breite der Zellen durchsetzen. Die Enden sind fast immer scharf zugespitzt und häufig sieht man an einer Seite eine Doppelspitze. Sie lassen keinerlei Struktur erkennen, sie erscheinen völlig homogen (Fig. 17 u. 18).

Neben diesen Stäbchen finden sich in manchen Phagocyten noch mit Eosin färbbare Körnchen gerade so wie in eosinophilen Zellen, nur dass sie in den Phagocyten nie die Zelle ganz erfüllen.

Die Anordnung der Stäbchen lässt keinen bestimmten Typus erkennen, manchmal scheinen sie sich annähernd krystalldrusenartig zu lagern. An einigen Stellen sah ich Stäbchen auch ausserhalb von Zellen liegen, sie scheinen in solchen Fällen von einer spindelförmigen hellen Kapsel eingeschlossen zu sein; in ihrer Nähe liegen häufig, ebenfalls ausserhalb der Zellen mit Eosin sich färbende körnige Massen.

Bizozzero und Torre[2]) erwähnen, dass bei Vögeln

1) Demoor, „Recherches sur la structure du tissu réticulé". Archives de Biologie, Tome XIII. Fasc. I. 1893.

2) Bizozzero und Torre, „Ueber die Blutbildung bei Vögeln". Centralblatt für medic. Wissenschaften 1880. No. 40.

besondere Lymphzellen, sowohl im Knochenmark als auch im Blute vorkommen, die in ihrem Protoplasma zahlreiche ovale, oder stäbchenförmige, an beiden Enden gewöhnlich zugespitzte Körperchen enthalten, sprechen sich aber nicht weiter über ihre Bedeutung oder Herkunft aus. Schwarze[1]) identificirt die von Bizozzero und Torre beschriebenen stäbchenhaltigen Zellen mit den gewöhnlichen eosinophilen Zellen, nachdem schon Ehrlich hervorgehoben hat, dass in eosinophilen Zellen Einschlüsse auch in Stäbchenform vorkommen.

Dass es sich in den von mir beobachteten Fällen um keine eosinophilen Zellen handelt, braucht nicht weiter erörtert zu werden, da die Phagocyten sich sowohl durch ihren Kern als auch ihre Grösse auf das deutlichste von den gewöhnlichen eosinophilen Zellen unterscheiden. Ausserdem sieht man nie in den typischen eosinophilen Zellen des Macacus stäbchenförmige Einschlüsse, sondern stets nur Körner.

Reinke[2]) beschreibt krystalloide Einschlüsse in den interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens. Dieselben sollen besonders schön sichtbar sein nach Anwendung der Heidenhainschen Hämatoxylinfärbung. Meist liegen sie in Zellen, sind in der Regel länglich mit stumpfwinkeligen oder abgerundeten Enden. Sehr häufig sind sie krumm und gebogen. Gewöhnlich übertreffen sie den Zellkern an Länge und kommen auch ausserhalb der Zellen vor.

In Hodenpräparaten von einem 28jährigen Mann fand ich ebenfalls die beschriebenen Krystalloide in ziemlich grosser Anzahl. Im allgemeinen sind sie grösser als die von mir gefundenen Gebilde und unterscheiden sich von diesen namentlich durch die abgestumpften Enden, während die meisten von mir beobachteten Stäbchen zugespitzt erscheinen.

Auffallend ist die Farbenübereinstimmung. Die Krystalloide der interstitiellen Hodenzellen erscheinen bei Hämalaun-Eosin-Färbung genau so roth gefärbt wie die Einschlüsse der Phagocyten in den Lymphdrüsen des Macacus: Bei freiliegenden

1) Schwarze, „Ueber stäbchenhaltige Lymphzellen bei Vögeln". Centralblatt für medic. Wissenschaften 1880. No. 43.

2) Reinke, „Ueber krystalloide Bildungen in den interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens". Dies Archiv 47. Bd. I. Heft.

Krystalloiden in dem interstitiellen Gewebe des Hodens sieht man ebenfalls einen helleren Hof um dieselben, jedoch nicht mit derselben Deutlichkeit wie bei freiliegenden Stäbchen in den Lymphdrüsen.

Die grosse Aehnlichkeit der beiden Vergleichsobjekte macht die Annahme wahrscheinlich, dass auch die besprochenen Einschlüsse der Phagocyten Krystalloide sind. Hierfür würde ihre homogene Beschaffenheit, das meist starre Aussehen die winkeligen Enden und die zweifache Spitze an einer Seite, was an Zwillingsbildung erinnert, sprechen. Mit Bestimmtheit kann ich das nach dem von mir untersuchten Material nicht behaupten; es wäre ja möglich, dass die fraglichen Gebilde irgend welche in Zellen eingeschlossene Microorganismen sind.

Demoor berichtet über die Theilnahme von Riesenzellen an der Bildung des Reticulums der Lymphdrüsen. Die Riesenzellen schicken Protoplasmaausläufer aus, die sich mit dem Reticulum in Verbindung setzen.

Diese Riesenzellen mit ihren charakteristisch tiefgelappten Kernen kommen nur bei jugendlichen Individuen vor. Eine ähnliche Rolle legt er den Megacaryocyten der Milz bei; ebenso wie Van der Stricht, der alle Riesenzellen der blutbildenden Organe in Verbindung mit dem Reticulum treten lässt.

Wie schon erwähnt, handelt es sich in den von mir beobachteten Phagocyten um andere Gebilde, als um Megacaryocyten, was schon ein Blick auf das Aussehen der Zellkerne lehrt.

Czermack sagt, dass man im Zusammenhange mit dem Reticulum Zellen sieht, die sich von Lymphocyten nur durch grösseren Protoplasmareichthum unterscheiden. Er scheint aber diesen Zusammenhang als sehr lockeren aufzufassen, da er folgende Worte gebraucht: „. . . wenn jemand sagt, dass es ein Lymphocyt ist, welcher nicht im organischen Zusammenhang mit dem Reticulum steht, sondern die Verrichtung der Phagocytose ausübt, oder nur einen Reticulumfaden als Bewegungsstütze benutzt, so will ich vorläufig diese Behauptung nicht bestreiten.“

Den Zusammenhang der Phagocyten mit dem Reticulum glaube ich folgendermaassen deuten zu müssen:

Tritt an eine protoplasmareiche Zelle des Reticulums, respektive an eine Zwischengewebszelle, ein rothes Blutkörperchen,

oder ein anderer Fremdkörper heran, so reagirt auf diesen Reiz das Protoplasma mit einer amöboiden Bewegung, um den Körper aufzunehmen; die Reticulumzelle kann sich bei dieser Gelegenheit aus dem, wie es scheint, nicht besonders festen Zellverbande losreissen und nun runde Form annehmen.

Es wäre nach dieser Auffassung der Phagocyt eine modificirte Reticulumzelle. Einzelne Phagocyten zerfallen nach der Aufnahme von Fremdkörpern, namentlich solche, die sehr viele rothe Blutkörperchen aufgenommen haben, ihr Kern wird hell, die Kernmembran schwindet, schliesslich sieht man nur mehr feine Körnchen an seiner Stelle, das Protoplasma wird grobkörnig und zerfällt. Andere Phagocyten scheinen sich zu erhalten, dieselben dürften sich nach vollbrachter Phagocytose wieder in Reticulumzellen umwandeln; sie schicken Ausläufer aus, setzen sich mit benachbarten Reticulumzellen in Verbindung und sind so selbst wieder zu Reticulumzellen geworden. Für diese Annahme spricht auch das Vorkommen des reichlichen Pigmentes in dem Reticulum mancher Drüsen.

Schwierigkeiten in der Beobachtung des ganzen Verlaufes der Phagocytose verursacht die sich allenthalben äussernde Periodicität der Drüsenfunktion.

In der einen Drüse findet man das ganze Reticulum und Zwischengewebe aus protoplasmareichsten Zellen bestehend; ziemlich zahlreiche rothe Blutkörperchen in den engen Lymphbahnen, fast keine Phagocyten, aber Mitosen in Sekundärknötchen und Reticulumzellen.

In der anderen das Reticulum feinfaserig, protoplasmaarm, mit plattgedrückten Kernen, eine ausserordentliche Menge von Phagocyten vollgepfropft mit rothen Blutkörperchen, sehr weite Lymphbahnen mit mässiger Anzahl freier rother Blutkörperchen; die ganze Drüse zellarm, Mitosen nur ganz ausnahmsweise, Sekundärknötchen degenerirend.

In einer Dritten, die Lymphbahnen eng, das Reticulum und Zwischengewebe aus mehr spindelförmigen Zellen gebildet, grosse Strecken des Reticulums erfüllt mit gelbbraunem Pigment, daneben freie Phagocyten mit Pigmentvacuolen und stäbchenförmigen Einschlüssen; sehr zahlreiche schön ausgebildete Sekundärknötchen mit reichlichen Mitosen; u. s. w.

Dass auf das Aussehen des Reticulums der Druck in den

Lymphbahnen von Einfluss sein muss, ist höchst einleuchtend. Bei hohem Drucke erweitern sich die Lymphbahnen, die Reticulumzellen werden gezerrt, die Ausläufer zart, die Kerne zusammengepresst und daher dunkel. Das Gegentheil wird bei geringem Drucke in den Lymphbahnen eintreten.

Eine Frage wäre noch zu beantworten: Auf welche Weise gelangen die rothen Blutkörperchen in die Lymphbahn?

Nach den mir vorliegenden Präparaten kann ich keinen sicheren Aufschluss hierüber geben, es ist möglich, dass ich eben keine Drüse im Zeitpunkte des Uebertrittes der Blutkörperchen in die Lymphbahn getroffen habe.

Um noch mit einigen Worten auf die Rawitz'sche Arbeit zurückzukommen, muss ich erwähnen, dass es mir nicht möglich war Attractionssphären in den „protoplasmareichen Zellen" zu finden, da ich, wie schon bemerkt, keine guten Erfolge mit der adjectiven Färbung erzielte; daher bin ich nicht in der Lage, irgend etwas über ihr Verhalten auszusagen.

Von den verschiedenen Zellformen vermisst Rawitz in den Lymphdrüsen des Macacus „Körnchenhaltige Zellen". Ich habe dieselben in Form von eosinophilen Zellen in verschiedenen Lymphdrüsen des Macacus, mitunter in reichlicher Menge, gefunden.

Ergebnisse.

1. Das Reticulum der Lymphdrüsen kann aus epitheloid aneinandergelagerten, polygonalen, protoplasmareichen Zellen bestehen und kompacte Massen bilden, welche den ganzen Raum zwischen den Rindenfollikeln ausfüllen = Zwischengewebe.

2. In den Lymphdrüsen des Macacus findet eine Zerstörung von rothen Blutkörperchen durch Phagocytose statt.

3. Die Phagocyten sind modificirte Reticulumzellen.

4. In vielen Phagocyten findet man stäbchenförmige Einschlüsse, höchst wahrscheinlich sind es Krystalloide.

5. Manche Sekundärknötchen zeigen keine Regenerations-, sondern Degenerationsvorgänge.

6. Die Lymphdrüsen des Macacus sind wie bei allen anderen Thieren „Brutstätten der Neubildung von Lymphzellen auf dem Wege indirekter Theilung".

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, den innigsten Dank meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Hofrath Professor von Ebner und Herrn Professor Schaffer für die mir in reichlichstem Masse zugewandte Unterstützung mit Rath und That auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII.

Sämmtliche Abbildungen, mit Ausnahme von Figur 1, wurden mit der Camera entworfen.

Fig. 1. Mesenteriale Lymphdrüse des Macacus rhesus, Oberflächenansicht; die sichtbaren rundlichen Erhebungen entsprechen den Rindenknoten. $^{6,5}/_{1}$.

Fig. 2. Schnitt aus derselben Lymphdrüse. Zahlreiche Sekundärknötchen = *KC* in der Rindensubstanz. $^{12}/_{1}$.

Fig. 3. Degenerirendes Sekundärknötchen aus einer Lymphdrüse am Ureter des Macacus. *P* = Pigment, *KR* = Kernreste, *rB* = Rest eines rothen Blutkörperchens, *RK* = Reticulumzellkern. $^{325}/_{1}$.

Fig. 4. Degenerirtes Gefäss im Sekundärknötchen, aus derselben Drüse wie Fig. 3. *EK* = Gefässendothelkern, *RK* = Reticulumzellkern. $^{325}/_{1}$.

Fig. 5. Aus einer mesenterialen Lymphdrüse des Macacus. Der Raum zwischen den zwei Rindenknoten ausgefüllt von einem geschlossenen Gewebe, Zwischengewebe = *Z*, das sich gegen die Marksubstanz in ein Reticulum = *R* auffasert. K = Kapsel, *RS* = Randsinus, *dS* = dunklere Zellschicht um das Keimcentrum, *KC* = Keimcentrum, *M* = Markstränge. $^{70}/_{1}$.

Fig. 6. Zwischengewebe sich in Zellbalken auflösend. Grosse, polygonale, epitheloid aneinander gelagerte Zellen. *rB* = rothes Blutkörperchen, *L* = Lymphocyt. $^{515}/_{1}$.

Fig. 7. Aus einer mesenterialen Lymphdrüse der Katze. Ein fibrillärer Trabekel = *Tr* zwischen zwei Rindenfollikel = *RF*, fasert sich in ein Zwischengewebe auf = *Z*, dessen Zellen im weiteren Verlaufe sich in Phagocyten = *Ph* umwandeln. $^{250}/_{1}$.

Fig. 8. Reticulum mit rothen Blutkörperchen haltigen Phagocyten. Aus einer Lymphdrüse am Ureter des Macacus. *zPh* = zerfallender Phagocyt, die rothen Blutkörperchen werden frei, *zr* = zerfallende rothe Blutkörperchen, *R* = Reticulumzellen, *pL* = polymorphkerniger Leucocyt. $^{335}/_{1}$.

Fig. 9. Phagocyt mit rothen Blutkörperchen und zwei Zellkernen. *KK* = Kernkörperchen. $^{1180}/_{1}$.

Fig. 10. Phagocyt mit Ausläufern mit 2 degenerirenden Zellkernen

= *zK*, 2 eingeschlossenen, in ihrer Gestalt veränderten Lymphocytenkernen = *LK*, 3 rothen Blutkörperchen, von denen eines in einer Vacuole = *V* liegt. $^{1180}/_1$.

Fig. 11. Phagocyt in Verbindung mit Reticulumzellen = *R*, *zK* = zerfallender Kern, *zr* = zerfallendes rothes Butkörperchen. $^{1050}/_1$.

Fig. 12. Phagocyt mit einem rothen Blutkörperchen, mit 2 polymorphkernigen Leucocytenkernen = *pL* und einem „tingiblen Körper" = *tK*. $^{1050}/_1$.

Fig. 13. Zerfallender Phagocyt mit Ausläufer. *zK* = zerfallender Kern, *PR* = Protoplasmarest. $^{1180}/_1$.

Fig. 14. Zerfallender Phagocyt mit faserförmigem Protoplasmarest = *PR*. $^{800}/_1$.

Fig. 15 u. 16. Phagocyten mit Pigmentvacuolen = *PV*, und flachgedrückten Kernen = *K*, *Pr* = Protoplasmarest. $^{770}/_1$.

Fig. 17 u. 18. Phagocyten mit stäbchenförmigen Einschlüssen (= Krystalloiden) = *St*, *Pr* = Protoplasma (in Fig. 17 a ist keines mehr vorhanden), *PV* = Pigmentvacuole. $^{1180}/_1$.

Die Atrophie der Follikel und ein seltsames Verhalten der Eizelle.

Von

J. Janošík,
Professor an der k. k. böhm. Universität in Prag.

Hierzu Tafel IX.

Vor einigen Jahren habe ich in Kürze meine Befunde publicirt[1]) über das Verhalten der Eizelle in atrophirenden Follikeln bei jungen Säugethieren. Es betrafen meine Untersuchungen besonders Meerschweinchen. Aus Anlass des Referates von Sobotta in Virchow's Jahresbericht für das Jahr 1895 S. 97 sehe ich mich veranlasst jene meine Befunde, um nicht missverstanden zu werden, an dieser Stelle zu besprechen und auch noch mancher später gemachten Beobachtungen Erwähnung zu thun.

Nach Flemming befasste sich mit der Atrophie der Ovarialfollikel beim Menschen und verschiedenen Säugethieren Schottländer[2]). Nach den Angaben beider genannten Autoren kommt die Chromatolysis nur bei jüngeren Follikeln vor, nicht mehr aber bei jenen Follikeln, welche der Reife nahe sind, bei denen schon um das Eichen herum die Corona gebildet wurde. Flemming[3]) giebt ferner an, dass er diesen Process bei erwachsenen Kaninchen beobachten konnte und meint, dass derselbe nur bei erwachsenen Thieren vorkäme. Nach meinen Untersuchungen kann ich angeben, dass die Chromatolysis in den Granulosazellen am häufigsten bei unreifen Follikeln vorkommt, dass man aber auch bei reifen Follikeln eine solche nachweisen

1) Janošík: Atrofie folikulů etc. Berichte der böhm. Akademie, Prag. 1893, mit französischem Résumé. Kurzes Referat in Bibliographie anatomique. Vol. I. Pag. 90, 1893.

2) Schottländer: Beitrag zur Kenntniss der Follikelatresie etc. Arch. f. mikr. Anat. Vol. 37, 1891 und Vol. 41, 1893.

3) Flemming: Ueber die Bildung von Richtungsfig. etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1885.

kann. Dieser Vorgang ist normal ebenso verbreitet bei jungen wie bei erwachsenen Thieren, ja er kommt bei jüngeren Thieren noch desshalb in grösserem Maasse vor, weil bei diesen eine viel grössere Zahl von Follikeln untergeht. Bei näherer Betrachtung dieses Vorganges kann man sich vielfach von den Angaben über den Gang der Follikelatresie genannter Autoren überzeugen, dass sie in der That der Wirklichkeit entsprechen, man kann aber auch noch finden, dass viele der Follikelepithelzellen in Zellen sich umwandeln, welche ganz das Aussehen von Leucocyten haben, oder dass die Follikelepithelzellen Zellen solchen Charakters wie die Leucocyten produciren. Hiermit ergänze ich meine in dieser Beziehung früher gemachte Angabe[1]. Dass die Epithelien in einem solchen genetischen Konnexe zu den Leucocyten stehen, kann man vielfach auch an anderen Stellen sehen. Ich erinnere nur an die Bildung des Thymus, an die Vorgänge in den Tonsillen und den Zungenbalgdrüsen, in verschiedenen Drüsen (Pankreas Lewaschew) u. a. Schottländer selbst bemerkt: „. . . sind dem untergehenden Epithel Zellen anderer Herkunft und zwar Wanderzellen beigemischt . . .“

Die Angabe, dass die Granulosazellen bei der Follikelatresie in Leucocyten sich umwandeln, hat bereits Schulin[2]) gemacht; man muss hier aber darauf aufmerksam machen, dass Schulin die Granulosazellen von den Stromazellen des Ovariums oder aus derselben Quelle wie diese ableitet.

Fragt man, zu welcher Zeit die meisten Follikel untergehen, so kann im Allgemeinen angegeben werden, dass es die Zeit der Trächtigkeit bei den Thieren ist, zu welcher die meisten Follikel normaler Weise untergehen. Es gelangen zum Anfange der Brunstzeit bei jedem Thiere sehr viele Follikel zur Entwicklung und man kann alle Phasen dieser Entwicklung in einem und demselben Ovarium antreffen. Mit dem Eintritt der Trächtigkeit tritt auch die Involutionsperiode für jene Follikel auf, welche nicht geborsten im Ovarium zurückgeblieben sind. Bemerkt muss ferner noch werden, dass bei jüngeren Thieren zu

1) Janošik: Zur Histologie der Ovarium. Sitzungsberichte der k. Akademie. Wien 1887.

2) Schulin: Zur Morphol. des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Vol. 19. 1881.

dieser Periode mehr Follikel gebildet werden und somit auch später mehr derselben in einem und demselben Ovarium untergehen müssen.

Gerade in dieser Epoche habe ich in den Ovarien junger Thiere gefunden, dass manche Eizellen bevor sie atrophiren noch Theilungen eingehen, und zwar nicht nur in ihren Kernen, sondern auch Theilungen des Zellkörpers erkennen lassen. Neben diesen Theilungen kommen vielfach auch Fragmentirungen des Zellleibes vor, auf welchen Vorgang schon von Pflüger her verschiedene Autoren bei verschiedenen Wirbelthieren aufmerksam gemacht haben. So finde ich bei Schulin (l. c.) in der Fig. 7 *ab* getheilte Eichen mit Plasmafragmenten, von denen Schulin sagt: „Im Ovarium einer halbwüchsigen weissen Ratte fand ich durch Zerzupfen zwei Eier mit mehrfach getheiltem Dotter und noch erhaltenem und getheiltem Keimbläschen." — „In den grösseren Furchungskugeln fanden sich fast stets mehrere Keimbläschen von sehr verschiedener Grösse." Er erinnert an die von Hensen gemachte Beobachtung über die Veränderungen der Eizelle nach längerem Aufenthalte im Uterus. Hensen fand bei einem Kaninchen im abgetrennten Uterushorn an 100 Eichen, deren Protoplasma, wenigstens bei einigen, in 2—8 Segmente getheilt war. Interessant ist die Notiz von Grusdew [1]) zu dieser Angabe. Neuestens bespricht Henneguy [2]) die Veränderungen an der Eizelle in manchen untergehenden Follikeln, behandelt weiter die Fragmentirung der Eizelle bei verschiedenen Säugethieren, und giebt an, dass die Theilstücke der Eizelle entweder mit einem Kern angetroffen werden oder ohne denselben. Er konnte keine Eichen auffinden in den ersten Stadien der Theilung, obwohl er Anklänge an dieselbe vorgefunden hat, da die Figuren 11, 18 u. 23 seiner Abhandlung ihm dafür zu sprechen scheinen. Henneguy deutet dann den ganzen Vorgang mit folgendem Satze: „On peut considérer la fragmentation de l'ovule . . . . comme un commencement de développement parthénogénésique", obwohl er früher angeführt hat: „La fragmentation des ovules des Mammifères en voie de régression ne peut être assimilée

1) Grusdew: Versuche über die künstl. Befruchtung von Kanincheneiern. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1896.

2) Henneguy: Recherches sur l'Atrésie des Follicules etc. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Vol. 30. 1894.

à la segmentation véritable qui s'observe après la fécondation". In den späteren Stadien der Theilung des Eichens ist der Vorgang immer von einer ganz anderen Art, als die normale Segmentation. Aus dem Gesagten geht hervor, dass Henneguy weit davon entfernt ist, an eine Parthenogenesis in dem Sinne zu denken, wie man aus dem Referate Sobotta's entnehmen könnte. Auch ich spreche in keiner Stelle meiner Abhandlung sowohl, wie in dem beigefügten Résumé von einer parthenogenetischen Entwicklung unbefruchteter Eier bei den Säugethieren.

In letzter Zeit befasste sich mit der Forschung über parthenogenetische Furchung des Hühnereies Barfurth[1]). Dieser Autor kommt unter Anderem zu dem Schlusse, dass die Segmentirung des Plasmas bei unbefruchteten Hühnereiern nicht als parthenogenetische Furchung aufzufassen sei, da ihre Produkte keine Kerne besitzen und keine echten Zellen sind. Der ganze Vorgang sei nach Barfurth als lediglich durch physikalisch-chemische Kräfte herbeigeführt zu betrachten. Da nun dieser Autor an Hühnereiern und besonders an virginalen Hühnereiern gearbeitet hatte, so kann man für dieses Object seinen Folgerungen beistimmen.

Neuestens kommt nun Grusdew (l. c.) auch zu dem Schlusse: „Man kann heutzutage kaum zweifeln, dass eine parthenogenetische Furchung der Eier bei Säugethieren nie stattfindet. Sie ist wenigstens bisher von keinem Forscher beobachtet worden."

Was nun meine Beobachtungen anbelangt, so will ich in Folgendem die Beschreibung einiger Befunde an Eichen in Ovarien verschiedener Säugethiere geben.

Dass man in Eichen in Follikeln, welche auf verschiedener Höhe der Entwicklung stehen, mehrere Kerne vorfindet, ist von verschiedenen Autoren beobachtet und abgebildet worden. Wenn man solche Eichen mit zwei Kernen in jungen Follikeln auffindet, so kann man immer noch auf die Nähe jener Periode schliessen, in welcher die Epithelzellen, die zu Eizellen werden, sich vielfach durch Theilung vermehrten, und man könnte noch diese Theilung des Kernes der Eizelle, welcher dann die Theilung des Eiplasmas nicht mehr folgt, vielleicht in dem Sinne auffassen,

1) Barfurth: Versuche über die parth. Furchung des Hühnereies. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Vol. II. 1896.

dass der Kern noch genug Lebensfähigkeit bewahrt hat, so dass er noch die eine oder die andere Phase der Theilung sozusagen als Fortsetzung des früher bestehenden Zustandes, nämlich der Zelltheilung, durchlaufen konnte. Diese Deutung ist schon schwerer, aber noch immerhin zulässig bei jenen Eichen mit zwei Kernen in weit entwickelten Follikeln. Man kann aber aus solchen Befunden zumindest den Schluss ziehen, dass der Eikern auch in weit oder ganz entwickelten Follikeln die Fähigkeit besitzt sich zu theilen.

Die Vermehrung der Kerne in der Eizelle findet man aber viel häufiger in jüngeren als in etwas älteren oder weit entwickelten Follikeln. In diesen findet man häufiger, dass der Eikern in eine Spindel verwandelt ist, an welcher man die Anordnung der chromatischen sowie der achromatischen Fäden vorfinden kann. Die ganze Kernspindel liegt in diesen Fällen fast immer dicht an der Peripherie des Eichens, senkrecht zur Oberfläche. Auf diesen Umstand hat bereits Flemming aufmerksam gemacht. Es bleibt bei vielen Eichen bei diesem Vorkommniss; sie zerfallen früher, als dass sie zur weiteren Stufe ihrer Lebensäusserung gelangen könnten. Man findet aber auch Eichen, welche einen höheren Grad der Entwicklung erreicht haben, wie man in der beigefügten Fig. 1 Taf. IX sehen kann. Diese Figur zeigt uns ein Ei mit einem bereits gebildeten kleineren Segmente, welchem man, wenn man es in dieser Stellung und Lage in der Tuba auffinden würde, sicher den Namen und die Bedeutung eines Richtungskörperchens beilegen möchte. Der Körper dieses Gebildes hat absolut dasselbe Aussehen wie das Plasma der Eizelle, er enthält chromatische Kernsubstanz, welche bei näherer Betrachtung in Form von ziemlich dicken kurzen Schleifen angeordnet sich zeigt. Um dieses Gebilde herum kann man auch einen schmalen lichten Hof nachweisen. Von ganz demselben Aussehen ist auch die zurückgebliebene Kernsubstanz und es entspricht das Ganze eigentlich im Wesentlichen jenen Bildern, welche verschiedene Autoren bei normal reifenden Eichen beschreiben oder auch bei bereits befruchteten (vergl. z. B. die Fig. 12 von Sobotta[1]), wenn man sich nur den Spermakern wegdenkt).

1) Sobotta: Die Befruchtung und Furchung etc. Arch. f. mikr. Anat. Vol. 45. 1895.

Die Kerne der Granulosazellen des Follikels, in welchen sich dieses Eichen befand, waren an verschiedenen Stellen von dem Zerfall der chromatischen Substanz ergriffen. Der Follikel selbst war soweit entwickelt, dass man denselben für reif erklären könnte. Die Granulosazellen um das Eichen zeigten deutlich eine radiäre Anordnung, die sogenannte Corona.

Das Ovarium, aus welchem dieses Präparat gemacht ist, stammt von einem trächtigen, jungen Kaninchen, bei welchem die im Uterus vorgefundenen Embryonen nahe der Austragezeit waren; sie hatten eine Länge von 9,5 cm.

In der Fig. 2 Taf. IX findet sich ein Eichen aus einem ziemlich grossen Follikel aus dem Ovarium eines trächtigen, jungen Meerschweinchens. Der Follikel ist nur etwas kleiner als man reife Follikel bei diesen Thieren vorfindet, die Zellen des Cumulus zeigen aber doch eine stellenweise radiäre Anordnung. Die Granulosazellen sind an jenem dem Cumulus entgegengesetzten Pole von der Chromatolysis ergriffen und man findet zwischen ihnen leucocytenartige Zellen. Die Eizelle selbst besitzt noch eine schwache Membrana pellucida. Da aber diese Membran im frischen, lebendigen Zustande weich ist und die zugeschriebene derbe Beschaffenheit erst in Folge der einwirkenden Reagentien erlangt, so ist leicht denkbar, dass sie auch bei diesen Eichen im frischen Zustande einen breiteren Hof bildete, als es am konservirten Präparate zu sehen ist. Weil man aber bei Eichen, welche einen noch höheren Grad der Segmentirung zeigen, diese Membran immer schwinden sieht, dagegen aber dieselbe immer derber vorfindet in jenen Fällen, wo das Eichen in toto sozusagen zusammenschrumpft, oder wo dasselbe eine Art Fragmentirung eingeht, so glaube ich berechtigt zu sein annehmen zu können, dass dieser Schwund der Membrana pellucida mit wirklichen Theilungen des Eichens in irgend einem physiologischen Konnexe steht. Auch bei dem normaler Weise befruchteten und sich entwickelndem Eichen in der Tuba schwindet diese Membran wohl erst in späteren Stadien, als welche hier in Betracht kommen. Sobotta findet bei der Maus bei 8—16 Segmenten keine „Zona“ mehr. Die Eizelle selbst hat in diesem meinem Falle offenbar eine Theilung durchgemacht, aus welcher zwei Segmente resultiren. Das kleinere Segment ist zwar ziemlich gross im Vergleich zu dem zweiten Segmente, der

eigentlichen Eizelle; würde man aber ein so verändertes Eichen in der Tuba auffinden, so würde man sicher dazu geneigt sein, dieses Segment für ein Richtungskörperchen anzusehen, umsomehr, als man in dem grösseren Segmente eine schön ausgebildete Kernspindel vorfindet, als würde sich die Eizelle zur Bildung eines zweiten Richtungskörperchen vorbereiten. Die Kernsubstanz in dem kleinen Segmente zeigt ein ähnliches Aussehen, wie jene des Richtungskörperchens in der erwähnten Figur 12 der Abhandlung von Sobotta. Es ist auch anderweitig vielfach bekannt, dass die Kernsubstanz der Richtungskörperchen in verschiedener Weise sozusagen zerfliesst und sie kann desshalb bei vorgeschritteneren Stadien der normalen Furchung gar nicht mehr nachgewiesen werden.

An dieses Stadium reiht sich ein Eichen, welches ich aus einem weit über die Oberfläche des Ovariums reichenden Follikel (ebenfalls von einem trächtigen Meerschweinchen) durch einen Schnitt bei lebenswarmem, soeben dem Thiere entnommenem Organe erhielt. Dieses Eichen besass eine schön entwickelte Corona und wurde am erwärmten Objecttisch im Liquor folliculi selbst untersucht. Das von einer Membrana pellucida umschlossene Eichen war bereits in mehrere Theilstücke zerlegt; ich sage „zerlegt“, weil ich nicht angeben kann, ob in den einzelnen Theilstücken Kerne vorhanden waren oder nicht, ob es sich also um eine Segmentirung oder eine Fragmentirung handelte. Ich konnte ein grösseres und einige kleinere Theilstücke hier sehen, welche stark granulirt waren und in denen ich zwar keinen Kern, aber etwas in der Art von Vacuolen nachweisen konnte. Kurz: das Eichen hatte ein Aussehen, welches mich ganz und gar gleich beim ersten Anblick an den Holzschnitt III von Rein[1]) erinnerte. Bemerkenswerth ist die bei dieser Gelegenheit von Rein gemachte Angabe, dass in diesem Falle zwar Spermatozoen in der Tube, aber keines in der Nähe des Eichens vorgefunden wurde. Rein spricht bei diesem Eichen vom „Vorhandensein von 4 Körpern, die gar nicht von Richtungskörperchen unterschieden werden konnten“, und bemerkt ferner, dass Coste und Bischoff beim Kaninchen 5 Richtungskörperchen nach-

1) Rein: Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen etc. Arch. f. mikrosk. Anat. Vol. 22. 1883.

gewiesen haben. Es ist sicher, dass es sich in diesen Fällen um eine Fragmentirung der Eizelle gehandelt haben muss.

In der Fig. 3 Taf. IX sieht man ein weiteres Stadium der Theilung der Eizelle im Follikel aus demselben Ovarium wie Fig. 2. Der Follikel ist weit in der Atresie vorgeschritten, es sind aber noch ganze Lagen von Granulosazellen zu sehen, welche in verschiedenem Grade der chromatolytischen Veränderung angetroffen werden. Ferner kann man noch in ziemlicher Ausdehnung den Hohlraum für den Liquor folliculi nachweisen, in welchem nunmehr viele der veränderten Granulosazellen lose herumliegen.

Um die Eizelle herum kann keine Membrana pellucida mehr nachgewiesen werden und es liegt das Eichen frei von einigen Zellen umgeben im Liquor folliculi. Man sieht, dass dasselbe in zwei gleiche Segmente getheilt ist, von denen, besonders von dem einen, noch Theile in die angrenzenden Schnitte gefallen sind. Jedes dieser Segmente besitzt einen runden, wohlbegrenzten Kern, dessen Substanz ein Kernnetz oder Schwammstructur zeigt, mit eingelagerten grösseren Kügelchen von chromatischer Substanz, den Nucleolen. Der Zellleib ist granulirt und erscheint stärker gefärbt im Vergleich mit Eichen aus jüngeren, normal aussehenden Follikeln. Neben diesen zwei grossen Segmenten sind hier noch zwei kleine Segmente vorhanden, von welchen das eine die färbbare Kernsubstanz zu einem etwas unregelmässigen Klümpchen zusammengezogen enthält, wogegen in dem anderen (in der Figur in dem oberen) noch die Form eines etwas zusammengeschrumpften Kernes zu sehen ist. Diese Figur entspricht ganz jener, welche Assheton[1]) in seiner Figur 4 wiedergibt und für ein normal sich entwickelndes Eichen nach regelrechter Befruchtung ansieht. Es fehlt bei meiner Figur nur die Membrana pellucida, welche Assheton aber auch schon etwas verdünnter zeichnet, als in jüngeren Stadien.

In der Figur 4 kann man nun ein Eichen sehen, welches neben zwei kleinen Theilstücken, in denen die chromatische Substanz ganz diffus im Plasma zerstreut zu liegen scheint (man kann wenigstens dieselbe an keiner Stelle mehr angehäuft vorfinden), noch drei Segmente aufweist. In dem abgebildeten Schnitte ist ein grosses Segment zu sehen mit einem deutlichen, scharf be-

1) Assheton: A reinvestigation into the early stages of the development of the rabbit. Quarterly Journ. of microsc. sc. 1894. Vol. 37.

grenzten Kern, in welchem man einen Nucleolus nachweisen kann, welcher sich intensiv gefärbt hat. Dann ist hier eines der beiden kleineren Segmente zu sehen und ein Theil des zweiten kleineren Segmentes, der andere Theil dieses Segmentes befindet sich im nächsten Schnitte, welcher in der Figur 5 wiedergegeben ist. In dieser Figur sieht man nun den Kern des in Figur 4 nur zum Theil getroffenen Segmentes. Die Kerne der beiden kleineren Segmente erscheinen scharf begrenzt, färben sich aber nur ganz schwach. Eine Membrana pellucida ist nicht mehr vorhanden. Wenn man ein solches Eichen in der Tube auffinden möchte, so würde man von einer inaequalen Furchung sprechen, bei welcher aus den beiden ursprünglichen Segmenten der Figur 3 das eine sich bereits weiter getheilt hat, das andere aber noch nicht. Neben diesen drei Segmenten mit Kernen sind hier noch die zwei kleinen Theilstücke, welche man für Richtungskörperchen ansehen könnte. Solche Befunde sind vielfach an befruchteten, normal sich entwickelnden Eichen beschrieben worden. Der Follikel, in welchem dieses Ei sich befindet, ist fast ganz atresisch, es bleibt nur ein kleiner Hohlraum um das Eichen herum übrig.

Neben diesen Stufen der Theilung habe ich auch noch weitere auffinden können. In der Figur 6 ist ein Eichen abgebildet, welches in viele untereinander fast ganz gleiche Segmente getheilt ist. Dass man hier von einer Theilung und nicht nur von einer Fragmentirung sprechen kann, das rechtfertigt mir der Umstand, dass ich in den Segmenten Kerne vorfinde. Dieselben sind scharf begrenzt, färben sich aber schwach. Zwischen den einzelnen Segmenten ist ein kleiner, spaltförmiger Hohlraum wie eine Art von einer Furchungshöhle. Diesen Spalt ausgenommen entspräche diese Figur jener von Sobotta (Taf. VI Fig. 30). Die Segmente auf der linken Seite der Figur sind zum Theil in den folgenden Schnitt gefallen und auch ihre Kerne. Neben solchen Eichen mit fast untereinander ganz gleichen Segmenten finde ich auch solche mit ungleichen, wie aus der Figur 7 zu sehen ist. Das Eichen, von dem diese Figur stammt, ähnelt ganz der Figur 29 der Abhandlung von Sobotta. Beide in Figur 6 und 7 abgebildete Eichen liegen in Follikeln, welche noch einen ziemlich grossen mit Liquor gefüllten Hohlraum zeigen.

Neben diesen hier ausführlicher besprochenen Befunden,

könnte ich noch aus verschiedenen Ovarien eine ganze Reihe auf verschiedener Höhe der Theilung stehenden Eichen aufführen, neben welchen auch wahre Fragmentirungen angetroffen werden. Mitunter trifft man auch auf Eizellen, welche in mehrere ungleiche Theile zertheilt sind, in denen man in einigen Kerne nachweisen kann, in anderen nicht. Die kernhaltigen sind zumeist die grösseren Theilstücke. Bemerkenswerth ist, dass in jenen Ovarien, in denen ich wirkliche Theilungen nachweisen konnte, jene Atrophie der Eizelle, bei welchen die Membrana pellucida erhalten bleibt und von welcher verschiedene Autoren berichten und ich selbst seiner Zeit[1]) ebenfalls meine Beobachtungen veröffentlicht habe, fast gar nicht angetroffen wird.

Wie nun diese Theilungen der Eizelle im Ovarium vor sich gehen, kann ich nicht näher angeben, muss hier aber bemerken, dass ich in meinen diesbezüglichen Präparaten bei der weiteren Theilung keine Kernspindeln vorfinde- Es ist das um so auffälliger, als ich in den Anfangsstadien sehr viel Eichen mit Kernspindeln sehen kann.

Was nun die Ursache anbelangt, warum die oben beschriebenen Theilungen gerade bei jungen Thieren angetroffen werden, so habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dass das vielleicht mit jenem Befunde zusammenhängt, den ich fast bei allen Eichen in diesen Ovarien die Gelegenheit hatte zu machen, nämlich dass in allen ein ziemlich deutlicher Nebenkern nachgewiesen werden kann. In der Figur 8, welche ich meiner oben angeführten Arbeit im Lichtdruck beigegeben habe, kann man einen jungen Follikel sehen, in welchem im Eichen neben dem Hauptkerne ein deutlicher Nebenkern zu sehen ist. Henneguy, welcher auch diesen Punkt berührt, meint, dass in dem Nebenkerne hier die Ursache nicht liegen kann, da derselbe wohl bei jungen Eichen angetroffen wird, bei Eichen aber in weit entwickelten Follikeln nicht mehr nachzuweisen ist. Ich habe nun diese Ovarien, von denen ich Serienschnitte besitze, auch in dieser Hinsicht durchgesucht und finde, dass hier auch in ganz entwickelten Follikeln in der Eizelle dieses Gebilde, welches ich als den Nebenkern ansehe, angetroffen wird. In der Figur 8 ist ein Eichen gezeichnet, bei welchem die Stellung der dem Eichen an-

1) l. c. sub 4.

liegenden Granulosazellen schon selbst beweist, dass dasselbe einem weit entwickelten Follikel entnommen sein muss und man findet in diesem Eichen dennoch einen Nebenkern, welcher dicht dem Kerne anliegt. Ich bemerke nur, dass dieses keine Ausnahme ist, da ich dieses Gebilde fast in allen Eichen nachweisen kann. Es kommt vor, dass es nicht in demselben Schnitte liegt wie der Hauptkern, dann kann ich es aber in den angrenzenden Schnitten finden.

Anklänge an diese eben besprochenen Theilungen habe ich, zwar nicht in einer so kompleten Serie, vorläufig noch bei der Katze und Fledermaus vorgefunden; Mäuseovarien habe ich von jungen Thieren noch nicht in einer grösseren Anzahl zu untersuchen Gelegenheit gehabt.

Ich habe ferner bei meinen Objecten gefunden, dass die Eizelle, mag sie sich theilen oder fragmentiren oder schollig zerfallen, immer zu Grunde geht, ich will aber nicht behaupten, dass der Ausgang immer ein solcher sein muss. Man könnte vielleicht gelegentlich bei pathologischen Befunden die eben mitgetheilten Beobachtungen mit in Betracht ziehen.

Aus dem eben Vorgeführten folgt:

1. Die Eizelle kann im Ovarium durch regelrechten Process die Richtungskörperchen oder denselben ganz gleichende Gebilde liefern. Dieses geschieht am häufigsten bei jungen Thieren, kann aber auch in Ovarien älterer Thiere vorgefunden werden.

2. Nach der Bildung dieser Gebilde kann die Eizelle im Ovarium, also ohne jede Befruchtung, noch weiter sich theilen, wobei die aus der Theilung resultirenden Segmente Kerne enthalten.

3. Dieser Process der Theilung kann bis zur Bildung einer grösseren Anzahl von Segmenten führen, welche alle Kerne besitzen und untereinander fast ganz gleich sein können, oder

4. es kann die Theilung aber auch zur Bildung von Segmenten führen, welche untereinander ungleich gross sind, die aber alle Kerne besitzen und somit den Charakter von Zellen haben.

5. Neben diesen wirklichen Theilungen kom-

men auch vielfach nur Fragmentirungen der Eizelle vor (welchen Vorgang man besonders bei älteren Thieren vorfindet) oder es kann auch die Eizelle „schollig zerfallen“.

6. Mit der fortschreitenden Theilung der Eizelle geht auch die Membrana pellucida verloren, wie es bei der normalen Entwicklung nach der stattgefundenen Befruchtung in der Tuba geschieht (Sobotta bei der Maus).

Es gehört meiner Meinung nach nicht in das Reich der Unmöglichkeiten, ja es ist eigentlich sehr wahrscheinlich, dass ein Eichen, wenn es in die Tube gelangt und auch nicht befruchtet wurde, dass es dieselben Phasen der anfänglichen Furchungsstadien durchlaufen kann ebenso, wie wenn es im Ovarium zurückgehalten worden wäre. Ich behaupte es nicht und habe es nicht behauptet, da ich durch wirkliche Befunde nicht beweisen kann, dass ein solches ausgetretenes Eichen wirklich diese Phasen ohne Befruchtung durchmacht, ich meine nur, dass man beim Studium der ersten Furchungsstadien leicht auch solche Eichen mit bekommen könnte und dieselben dann auch in den normalen Gang der Theilung von befruchteten Eichen einschalten könnte. Ich will auch weiter nicht darauf eingehen, wie man diese Befunde mit den verschiedenen Theorien über die Bedeutung der Richtungskörperchen in Einklang bringen sollte, wo nach der Bildung von Richtungskörperchen oder wenigstens diesen gleichenden Gebilden, die Eizelle dennoch die Möglichkeit besitzt sich weiter zu theilen. Es ist leicht, die diesbezüglichen Deduktionen zu machen.

Ich möchte hier nur noch auf die Abhandlung von Morgan[1]), sowie auch auf die zu dieser Arbeit gemachte Bemerkung von Roux aufmerksam machen, um darauf hinweisen zu können, von wie grosser Tragweite auch ziemlich geringe Modifikationen der Lebensverhältnisse der Zelle für die morphologischen Befunde sind, die gelegentlich gemacht werden.

Man muss doch, will man der Wahrheit näher treten, auch auf solche nicht gewöhnliche (ich will nicht sagen abnormale,

---

1) Morgan: The production of artificial astrophaeres. Arch. für Entwicklungsmech. Vol. 3. 1896.

lieber abweichende) Befunde sein Augenmerk richten, und dieselben in den Kreis der Beobachtungen ziehen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Alle Figuren sind projicirt mit: Reichert Hartapochromat 4 m/m. Ocular III., Details sind eingezeichnet mit Reichert Objectiv 8 a.

Fig. 1. Ein Eichen aus einem reifen oder der Reife nahen Follikel aus dem Ovarium eines jungen, trächtigen Kaninchens. (Länge der Embryonen 9.5 cm).

Fig. 2—8 sind aus einem und demselben Ovarium eines jungen, trächtigen Meerschweinchens.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma[1]).

Von

K. Kostanecki und **M. Siedlecki.**

Hierzu Tafel X und XI.

Die Untersuchungen über die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala haben eine epochemachende Rolle in der cytologischen Literatur gespielt. Die Arbeiten von van Beneden und Boveri über dieses Objekt haben nicht nur einen mächtigen Umschwung in unseren Vorstellungen von der Befruchtung

1) Vorgetragen in der Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Akademie der Wissenschaften in Krakau vom 4. März 1896 sowie während der Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Berlin am 20. April 1896, woselbst die entsprechenden Präparate demonstrirt wurden.

hervorgerufen, sondern sie haben auch einen bedeutenden Einfluss auf die Begriffe über den Bau der Zelle und den Mechanismus der Zelltheilung überhaupt ausgeübt, sie haben den Impuls zu mancher hervorragenden Untersuchung und zu manchen bedeutenden Errungenschaften gegeben, die seit dem Erscheinen dieser Arbeiten im Jahre 1884—1888 erzielt worden sind. Während sich aber der Einfluss der Kenntnisse über den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala in allen neueren Zellstudien wiederspiegelt, haben umgekehrt die an anderen Objekten gewonnenen Vorstellungen in keiner Weise auf die Beurtheilung der Zellstructur des befruchteten Ascariseies zurückgewirkt. Und so war es denn unausbleiblich, dass der Augenblick kommen musste, wo sich entweder die Nothwendigkeit einer genaueren Prüfung der im befruchteten Ei von Ascaris megalocephala auftretenden Structuren ergeben musste, oder aber, wie dies leicht erklärlich ist, sich in manchen Punkten ein schroffer Gegensatz zwischen den vor mehr als 8 Jahren an Ascaris megalocephala gewonnenen Resultaten und den neueren Ergebnissen der Zellforschung ergeben musste. Ersteres ist bisher nicht geschehen, dagegen hat letzteres einen recht prägnanten Ausdruck in der Polemik zwischen M. Heidenhain und Boveri gefunden. M. Heidenhain hat auf Grund seiner Studien an Leucocyten von Wirbelthieren, die mit einer äusserst subtilen Untersuchungsmethode ausgeführt sind, manche anregenden und neuen Vorstellungen in die Lehre von dem Bau des Zellleibes und von der Mechanik der Mitose gebracht, dabei aber den von Boveri in die Wissenschaft eingeführten Begriff des Archoplasma sowie seine Vorstellung von den Centralkörpern (Centrosomen) in mancher Hinsicht angefochten. In seiner Antwort erhält Boveri seine sämmtlichen früheren an Ascaris gewonnenen Resultate aufrecht und spricht den von M. Heidenhain vertretenen Anschauungen bezüglich des Baues des Protoplasma, bezüglich der Centrosomen u. s. w. die Berechtigung auf allgemeine Geltung entschieden ab.

Bei dieser in der Form sehr scharfen Discussion musste es sofort auffallen, dass die Grundlage für die Untersuchungen der beiden Autoren ein grundverschiedenes Untersuchungsobjekt abgab und dass auch die angewandten Methoden absolut verschieden waren.

Während Boveri sich auf Beobachtung der Vorgänge in hoch differenzirten Zellen, nämlich den Eizellen, stützte, dienten M. Heidenhain die Leucocyten „das Prototyp der Metazoenzelle“ als Ausgangspunkt seiner Auffassungen über die Zellstructur. Sodann behandelten die Arbeiten Boveris den complicirten und besonderen Vorgang der Befruchtung, während Heidenhain die Leucocyten vor allem im Zustande der Ruhe und im Anschluss daran während der Mitose studirte. — Boveri untersuchte die befruchteten Eier in toto, Heidenhain sein Objekt an feinen Schnitten von nur 5 μ Dicke, — Boveri hat dabei verhältnissmässig (natürlich vom Standpunkte der jetzigen, nicht der damaligen Technik) einfache Fixirungs- und Färbungsmethoden angewandt, während M. Heidenhain zu seinen Resultaten „durch bewundernswerthe Sorgfalt mikroskopischer Feinarbeit sowie durch Ausbildung eines höchst werthvollen technischen Verfahrens“, wie Boveri selbst sich ausdrückt, gelangt ist. — Aber auch diese von Heidenhain ausgearbeitete Technik, die Boveri in seiner letzten Arbeit für befruchtete Seeigeleier angewandt hat, hat ihm Resultate ergeben, die von denen Heidenhains ganz beträchtlich abzuweichen, dagegen mit den früher bei Ascaris gewonnenen Bildern übereinzustimmen schienen.

In den Arbeiten der beiden Forscher sind die wichtigsten Probleme der Cytologie berührt, und jeder, der in diesem Gebiet arbeitet, wird seit diesen Publicationen nicht umhin können, bei jeder Zelluntersuchung zu den daselbst berührten Fragen Stellung zu nehmen. Ein je grösserer Kreis von Fachgenossen dies thut, je umfangreicher ihr Untersuchungsmaterial und je genauer die Untersuchungsmethoden, je präciser und je entschiedener der von ihnen vertretene Standpunkt formulirt wird, desto eher dürfen wir hoffen, eine einheitliche und allgemeingültige „Theorie“ der Zellstructur, der Mechanik der Mitose sowie des Befruchtungsvorganges erreichen zu können.

Da wir eine grössere Summe von Beobachtungen an ruhenden und mitotisch sich theilenden Zellen und zwar gerade derjenigen sowohl, die M. Heidenhain als Grundlage zu seinen Untersuchungen dienten, nämlich den Leucocyten (Siedlecki), als auch manchen anderen Gewebszellen, sodann an reifenden und befruchteten sowie sich furchenden Eiern vom Seeigel

(Kostanecki), ferner von Physa fontinalis (Kostanecki und Wierzejski) hatten, so beabsichtigten wir, an dem Material eine Besprechung allgemeinerer Probleme der Zellstructur zu geben; aber vom ersten Augenblick sahen wir ein, dass eine erspriessliche Besprechung und eine eventuelle Lösung der Fragen nicht zu erzielen ist, ohne Erfüllung der ersten, wir möchten sagen, Pflicht, nämlich ohne eine eingehende, mit den Hülfsmitteln der neueren histologischen Technik vorgenommene Nachuntersuchung der im befruchteten Ei von Ascaris megalocephala wahrnehmbaren Zellstructuren. Bei dieser Nachuntersuchung hat sich eine Reihe von Thatsachen ergeben, so dass es uns zweckmässig schien, die Ergebnisse der Untersuchung an diesem klassischen Objekt als besonderen Abschnitt vorangehen zu lassen, während wir die allgemeineren daraus sich ergebenden Folgerungen unter Heranziehung von anderem Untersuchungsmaterial folgen lassen.

I. Theil.

Die im befruchteten Ei von Ascaris megalocephala wahrnehmbaren Zellstructuren.

Untersuchungsmethode.

Nach den verschiedensten Vorversuchen bedienten wir uns zur Untersuchung der befruchteten Eier und der Furchungszellen von Ascaris megalocephala vor allem der nachfolgenden Fixirungsmethoden: 1. Sublimat heiss in physiologischer Kochsalzlösung bis zur Sättigung gelöst und abgekühlt. 2. Einer Mischung von Sublimat und HNO_3—3% ãã. 3. Lösung von gleichen Volumtheilen Sublimat, HNO_3—3% (oder Eisessig) und Alkohol absolutus. 4. Reine 3% Salpetersäure, und endlich 5. Pikrin-Essigsäure nach Boveri.

Bei allen den Fixirungsflüssigkeiten war das Verfahren ein und dasselbe. Die möglichst rasch, aus lebenden und frischen Thieren auspräparirten Eileiter wurden in toto oder (seltener) in Stücke zertheilt, auf 24 Stunden in Flüssigkeit eingelegt, dann in Alkohol von 30 oder 50% resp. 70% je nach dem Fixirungsmittel übertragen. Falls die Fixirung mit Sublimat geschah, wurden dem Alkohol kleine Mengen Jodtinktur zugesetzt. Dann wurden die Stücke in Alkohol von steigender Concentra-

tion (50—70—90—95%), dann in Alkohol absolutus auf je 24 Stunden übertragen.

Die Objekte, die in toto gefärbt und in Glycerin untersucht werden sollten, kehrten nun wiederum durch die Alkohole verschiedener Concentration in Alkohol von 30% zurück und wurden sodann in die Farbstofflösung gebracht. Aus dieser kamen sie in stark mit Wasser verdünntes Glycerin (mit oder ohne kleine Mengen eines protoplasmatischen Farbstoffes), das allmählich verdunstete und sich so concentrirte. Nach einigen Tagen erst sind die Präparate gut aufgehellt und können aufbewahrt werden.

Viel mehr Schwierigkeiten bietet die Einbettung der Eier in Paraffin: Aus Alkohol absolutus kamen die Präparate in ein Gemenge von $^1/_3$ Volumtheil Chloroform mit $^2/_3$ Alkohol abs., dann $^2/_3$ Chloroform, $^1/_3$ Alkohol und endlich reines Chloroform. In dem Chloroform, in dem sich die vollen Eileiter befanden, liessen wir nun kleine Stückchen von Paraffin (48° C. schmelzbar) sich kalt auflösen, bis wir zu einer kalt koncertrirten Lösung von Chloroform-paraffin gelangen. Dann stellten wir die Gläser mit den Objekten in Temperatur von ungefähr 30° C. (z. B. auf die obere Fläche des Termostates, der auf 48° regulirt war) und gaben wiederum Paraffinstückchen hinzu, bis zur Concentration. Dabei muss man aber beachten, dass sich das Paraffin stets mit Chloroform gut menge. Dann liessen wir die Temperatur auf 40° allmählich steigen und übertrugen die Objekte in Chloroformparaffin āā, nach einigen Stunden bei steigender Temperatur in ein Gemenge von $^3/_4$ Paraffin und $^1/_4$ Chloroform und endlich in Paraffin von 48°, dann in ein Gemenge von zwei bei 48° und 52° schmelzbaren Paraffinsorten, worauf sie eingebettet wurden. Hierbei muss man beachten, dass die Eier nicht länger als höchstens 8 Stunden der Temperatur über 35° ausgesetzt werden, sonst treten starke Schrumpfungen ein. Die grössten Schwierigkeiten bietet bei der Einbettung die harte und dicke Zona pellucida der Eier, die bei verunglückten Präparaten sich so stark zusammenzieht, dass sie eine Hohlkugel bildet. Kleine Zusammenziehungen schaden den Eiern nicht. Die eingebetteten Eier sind kleiner als die in toto in Glycerin aufbewahrten. Dies beruht einerseits auf einer sehr leichten und sehr gleichmässigen Zusammenziehung des in Wärme eingebetteten Zell-

leibes, andererseits darauf, dass die Präparate in Glycerin leicht und auch ganz gleichmässig aufquellen. Weder die gleichmässige geringe Zusammenziehung des Zellleibes noch eine leichte Quellung in Glycerin beeinträchtigt jedoch den Werth des Bildes im Geringsten. Gut eingebettete Präparate kann man mit Leichtigkeit in Serienschnitte von 5 μ zerlegen; zum Theil fertigten wir jedoch absichtlich, um grössere Theile des Zellleibes auf einem Schnitt zu erhalten, Schnitte von 8--10 μ an. — Die mit Wasser auf dem Objektträger aufgeklebten Präparate haben wir mit verschiedenen Methoden gefärbt. Die besten Resultate für unseren Zweck gab die Färbung mit Hämatoxylin-Eisenlack nach Heidenhain mit vorhergehender Vorfärbung mit Bordeaux. An gut vorgefärbten und sorgfältig differenzirten Bordeaux-Eisen-Hämatoxylinpräparaten war die Färbung der Centrosomen ganz distinct spezifisch. Es nahmen, abgesehen von den Chromosomen, keine anderen Körnchen im Zellleibe die schwarze Farbe an.

Zur Färbung der Protoplasmastructuren bedienten wir uns ausser der obigen Methode noch der Ehrlich-Biondischen 3-Farbenmischung (angesäuert oder mit ein paar Tropfen Jodtinktur) oder einer schwachen Lösung von Eosin-Orange (12 Stunden), die nach vorhergehender Kernfärbung angewandt wurde.

Die in toto aufbewahrten Präparate waren vornehmlich mit Böhmer-Hansen'schem Hämatoxylin gefärbt; hierbei erzielten wir eine gute Protoplasmafärbung durch Aufbewahrung in sehr schwacher Eosin-Orange-Glycerin Lösung. Ganz vorzügliche Bilder lieferte auch die Tinktion mit „Kernschwarz". Nicht nur das Chromatin, sondern auch die Centrosomen waren sehr schön sichtbar und auch das Protoplasma gewann einen grauen Ton, der die radiäre Anordnung des Mitoms vorzüglich hervortreten liess; ein kleiner Zusatz von Eosin-Glycerin hob dieselbe noch mehr hervor.

Untersucht wurden die Präparate mit Zeiss Apochromat. Homog. Immers. 2,00 mm 1,30. Ocular 4, 6, 8; gezeichnet wurden die Schnittbilder[1]) mit Ocular 6, die Eier in toto mit Ocular 4 vermittelst des Zeichenapparates.

---

1) Unter den beigegebenen Figuren ist nur in Fig. 18—25 der Farbenton wiedergegeben, den die Bilder unter dem Mikroskop geben. In anderen Figuren dagegen wurde, um die Herstellungskosten der

Wenn wir auch die Besprechung der an Ascaris megalocephala gewonnenen Resultate hier vorangehen lassen, so möchten wir doch von vorne herein bemerken, dass wir nicht eine eingehende Beschreibung und Erörterung des ganzen Reifungs- und Befruchtungsvorganges bei Ascaris zu liefern gedenken, der ja in so vielen Arbeiten eine umfangreiche Besprechung erfahren hat, sondern wir wollen lediglich die Structur des Zellleibes und die Erörterung der diesbezüglichen gerade in der neuesten Zeit aufgeworfenen Fragen und Controversen cytologischer Natur im Auge behalten. Deswegen haben wir hier auch die betreffenden Zellstructuren erst von dem Augenblick an näher untersucht, wo der eigentliche Befruchtungsvorgang als solcher abgeschlossen ist (vergl. darüber unten) und die gewöhnliche Mitose im befruchteten Ei beginnt.

Dem Reifungs- und Befruchtungsprocess selbst beabsichtigen wir eventuell besondere Bemerkungen zu widmen, hier möchten wir nur hervorheben, dass der eigentliche Befruchtungsprocess, d. h. das Eindringen des Samenfadens, Wanderung desselben gegen die Eimitte, Entwickelung des protoplasmatischen Hofs und dann Lagerung desselben vor dem Spermakern im besten Einklange steht mit dem, was wir bei anderen Thieren kennen; ja die Verhältnisse scheinen uns hier sogar in gewisser Hinsicht einen primitiveren Zustand aufzuweisen, indem der Spermakern nicht als „nackter" Kern in die Eizelle gelangt, sondern eine starke und deutliche protoplasmatische Hülle aufweist, woraus sich einige Eigenthümlichkeiten in den Anfangsstadien erklären.

Tafeln nicht übermässig zu erhöhen, eine Farbe angewandt. In der speciellen Figurenerklärung ist bei jeder Figur die Färbung des Präparats angegeben.

Bei der Demonstration der Präparate während der Versammlung der anatomischen Gesellschaft haben wir auch eine Reihe von diesbezüglichen Photographien demonstrirt, die ganz ähnliche Bilder gaben, wie die Photographien v. Erlangers. Derartige Photographien sind sehr wohl im Stande, die Glaubwürdigkeit mancher Angaben und Einzelheiten der Zeichnungen zu erhöhen. Aber gerade für die Entscheidung der subtileren Fragen — und auf diese kommt es ja am meisten an — haben Photographien trotz allem doch nur eine bedingte Bedeutung, da sie die feinsten fürs Auge sichtbaren Details doch nicht wiedergeben können. Wir haben daher auf Reproduktion der Photographien hier verzichtet, um die Tafelzahl nicht übermässig zu erhöhen.

Auch fernerhin erfolgt die Annäherung der Geschlechtskerne, die unterdessen die gleiche Bläschenform angenommen haben, ganz typisch, und es tritt das Stadium ein, wo der dem Spermakern vorangehende Protoplasmahof genau die gleiche Lage zum Ei- wie zum Spermakern, die unterdessen in jeder Beziehung unter einander gleich geworden und von einander überhaupt nicht mehr zu unterscheiden sind, gewonnen hat. — Von dem Augenblick ab, wo der protoplasmatische Hof das gleiche Verhältniss zum Ei- wie zum Spermakern gewonnen hat, halten wir den Befruchtungsprocess als solchen für abgeschlossen[1]. Von dem Augenblick ab werden sich im befruchteten Ascaris-Ei Processe abspielen, die sich durch nichts von einer typischen Mitose unterscheiden.

Die Grenze zwischen dem eigentlichen Befruchtungsprocess und der sich sodann im befruchteten Ei abspielenden Mitose erscheint sogar bei Ascaris viel schärfer, als bei anderen Objekten. Es tritt nämlich nach definitiver Annäherung der Geschlechtskerne (wobei jedoch ihre gegenseitige Lage individuell sehr verschieden sein kann) an dem zwischen ihnen gelegenen protoplasmatischen Hof eine Veränderung auf, die in ähnlicher Weise bei anderen Thieren beobachtet worden ist und kürzlich bei Physa fontinalis von dem einen von uns genau verfolgt wurde[2]. Der

---

1) Der eine von uns hat dies für den Befruchtungsvorgang bei der Physe näher ausgeführt. Dort erscheint der protoplasmatische Hof deutlich strahlig — diese Strahlen stammen aus dem Verbindungsstück des Samenfadens, wachsen aber sodann auf Kosten des Protoplasmas des Eies, das sie fortwährend assimiliren. „Durch diese Assimilation werden schliesslich auch diejenigen Protoplamafäden (oder das Protoplasmanetz) dem Spermacentrosoma zugewendet, welche die Verbindung mit dem Kerngerüst des Eikerns herstellen, während eine solche Verbindung zwischen der Strahlung und dem Spermakern von vorne herein bestand."

2) Bei Physa theilt sich die Spermastrahlung sehr früh in zwei Theile, die beiden Strahlenkugeln erreichen sehr früh ihren Bestimmungsort, die Copulationsebene; dann erst tritt ein längeres Stadium ein, wo die Vorkerne zu mächtigen Blasen anwachsen, und während der Zeit schwinden die um die beiden Centren gruppirten Strahlensysteme, die früher mächtig den ganzen Zellleib durchsetzten, fast spurlos, so dass es nur an besonders günstig geführten und an besonders günstig gefärbten Schnitten möglich ist, kümmerliche Ueberreste davon aufzufinden, wobei auch die früher viel bedeutenderen Centralkörper nur als kleine

protoplasmatische Hof verkleinert sich allmählich, während unterdessen die Kerne in ihrem Inneren als Vorbereitungsstadium die charakteristischen wohlbekannten Veränderungen durchmachen. Erst gegen Ende derselben tritt der protoplasmatische Hof wieder mit voller Deutlichkeit hervor.

Ebenso wie bei der Physe dürfen wir auch hier annehmen, dass, solange der protoplasmatische Hof die Aufgabe hat, das Spermacentrosoma und den Spermakern dem Eikern zu nähern, solange in ihm der thätige Zustand, die physiologische Erregung herrscht, auch die morphologische Differzirung aufs deutlichste wahrzunehmen ist. Nachdem aber der Zweck erreicht ist, tritt das Vorbereitungsstadium der Kerne ein, wo Bewegungsvorgänge im Protoplasmagerüst nicht stattfinden. Während der Zeit also, wo die Thätigkeit des Protoplasma nicht in Anspruch genommen wird, vertheilt es sich wieder im Zellleib, um dann wiederum, wenn die Kerne ihr Vorbereitungsstadium durchgemacht haben, und wenn dem Protoplasma wiederum die thätige Rolle zufällt, histologisch differenzirt hervorzutreten. Wir müssen also im Gegensatz zu van Beneden und Herla und im Anschluss an Boveri sowie Erlanger aufs bestimmteste hervorheben, dass wir den protoplasmatischen Hof, der dem Spermakern vorangeht und denjenigen, der dann zwischen den beiden Furchungskernen erscheint, für ein und dasselbe Gebilde, für identisch halten; mit anderen Worten, dass wir die Centrosomen der ersten Furchungsspindel, die aus dem im Inneren dieses protoplasmatischen Hofs enthaltenen Centrosoma durch Zweitheilung entstanden sind, vom Spermatozoon ableiten sowie die achromatische Figur der ganzen Furchungsspindel als unter dem Einfluss des

---

Körnchen erhalten bleiben. Nachdem die Kerne ins Knäuelstadium übergegangen sind, tritt dann die Strahlung wieder mächtig hervor. Also ist zwischen dem Vorgang bei der Physe und zwischen dem analogen Vorgang bei Ascaris ein Unterschied nur in der Aufeinanderfolge. Bei der Physe tritt zunächst Zweitheilung der Strahlung ein, dann, nachdem der Bestimmungsort durch die Strahlencentra erreicht ist, tritt die Verkleinerung derselben ein, weil die Kerne das Vorbereitungsstadium zur Mitose durchmachen müssen — bei Ascaris umgekehrt machen die Kerne ihr Vorbereitungsstadium durch, während der protoplasmatische Hof noch ungetheilt ist. An dem Wesen dieses Vorganges ändert dies nichts.

vom Samenfaden eingeführten Protoplasma entstanden auffassen[1]. — Wenn nun gegen Ende des Vorbereitungsstadiums der Kerne der protoplasmatische Hof, der auf Durchschnitten rund, in Wirklichkeit also kugelig ist und sich allmählich in das protoplasmatische Netz zwischen den Vacuolen des Zellleibes verliert, an Grösse und Deutlichkeit wieder zunimmt, sieht man in seiner Mitte, an Eisen-Hämatoxylinpräparaten das Centrosoma als ein ausserordentlich kleines schwarzes Körnchen (vergl. Fig. 18 u. 19). Dann tritt die Theilung des Centralkörpers ein (Fig. 1, 2). Dieselbe ruft anfangs keine besonderen Veränderungen im protoplasmatischen Hof hervor, sobald aber die Entfernung zwischen den Centrosomen etwas bedeutender geworden ist, wird auch eine Zweitheilung des protoplasmatischen Hofs eingeleitet (Fig. 3, 20).

Dieses Stadium, wo nur ein Centrosoma vorhanden ist, und, was damit einhergeht, nur ein dichter protoplasmatischer Hof, und die darauf erst allmählich erfolgende Zweitheilung mit allen Zwischenstufen scheint van Beneden übersehen zu haben, wenn er sagt: „Les deux sphères apparaissent simultanément. Si parfois on croit n'en avoir qu'une cela dépend de la position relative des deux organes relativement à l'observateur.“ Die Untersuchung der befruchteten Eier in toto mag Veranlassuung zu dieser Auffassung gegeben haben — wir glauben berechtigt zu sein, Schnittserien für viel beweisender zu halten.

Wie oben hervorgehoben und wie aus einer ganzen Anzahl von Arbeiten bekannt ist, kann die definitive Lage, welche die beiden Geschlechtskerne gegen einander einnehmen, eine sehr verschiedene sein, bisweilen sehr weit von einander entfernt (Fig. 1, ebenso war es in 2, Fig. 20), können sie ein andermal sehr nahe liegen (Fig. 4, 18) und sich mit einer grösseren oder kleineren Fläche berühren (Fig. 3, 5), ja selbst, wenn auch seltener, mit einander verschmelzn, so dass ein meist hufeisenförmiger Furchungskern (Fig. 19) entsteht. Die Lage des protoplasmatischen Hofs den Kernen gegenüber ist eine typische, aber nur so lange der

1) Van Beneden giebt von seinen sphères attractives an: „Nous ne pouvons rien dire de certain quant à leur origine. Nous inclinons cependant en nous fondant sur certaines images où les sphères paraissent exister au voisinage du pronucléus femelle, encore peu éloigné du second globule polaire qu'elles déviennent de la seconde figure pseudokaryokinétique.“ — Herla lässt die Frage offen.

protoplasmatische Hof einfach ist und nur ein Centrosoma in seinem Inneren enthält. Wenn man sich die Mittelpunkte der Kerne durch eine gerade Linie verbunden denkt, und vom Centrosoma auf diese Grade ein Loth fällt, so wird die Verbindungslinie der Kernmittelpunkte von der Senkrechten halbirt (in Fällen wie Figur 18, 19, wenn gleich grosse Theile der beiden Geschlechtskerne im Schnitt getroffen sind, ist dieses Verhältniss besonders schön sichtbar). Sobald aber das Centrosoma sich getheilt hat und die beiden Theilhälften ihre Wanderung beginnen, hört dieses typische Verhältniss der Centrosomen sammt den protoplasmatischen Höfen auf eine Zeit lang auf, indem die Centrosomen in den verschiedensten Ebenen und Richtungen die Kerne umkreisen können (vergl. Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 20). Sobald aber die Pole ihre definitive Lage eingenommen haben, ist ihre Lage den beiden Vorkernen gegenüber, wie bereits van Beneden und Neyt, Erlanger u. a. hervorgehoben haben, eine constante.

In dieser Beziehung widersprechen sich die Angaben von van Beneden und Boveri.

Van Beneden, der die Attractionssphäre stets doppelt sieht, gibt über ihre Lage den Vorkernen gegenüber an: „Ces deux sphères prennent alors une position déterminée vis-à-vis des pronucléus. Elles se trouvent alors au contact immédiate de ces éléments, dans l'écartement qu'ils laissent entre eux. La droite reunissant les corpuscules centraux croise perpendiculairement celle par laquelle on peut réunir les centres des pronucléus“. Diese Angabe können wir nun fürs dicentrische Stadium, solange die Wanderung der beiden Pole dauert, ebenso wie Boveri, nicht bestätigen. Wenn aber Boveri angibt, „dass bis zur Auflösung der Kerne weder irgend ein morphologischer Zusammenhang, noch die geringste Spur einer Gesetzmässigkeit der gegenseitigen Lage zwischen den Kernen und der beschriebenen Structur der Zellsubstanz besteht“, so glauben wir für das monocentrische Stadium eine solche Gesetzmässigkeit mit voller Sicherheit feststellen zu können.

Von dem Augenblick, wo die beiden Centrosomen sich von einander zu entfernen beginnen, lässt sich zwischen ihnen eine deutliche Verbindung (Centrodesmose) wahrnehmen. Dieselbe erscheint an den mit protoplasmatischen Farbstoffen behandelten Präparaten als ein dunklerer Streifen (Fig. 1, 2), an Präparaten, an denen das Protoplasma nicht gefärbt ist, als hellerer Streifen.

Anfangs ist dieser Streifen mehr einheitlich gebaut, auch im ganzen Verlauf mehr einheitlich breit (Fig. 1, 2), bald aber fängt er an, sich etwas auszubuchten und löst sich dabei in eine Reihe von Fäden auf, die das Bild einer typischen Centralspindel liefern (Fig. 3, 20). Die Beobachtung also, die van Beneden an Eiern in toto bezüglich der Attractionssphäre gemacht hat, „Elles sont peu écartées l'une de l'autre au début et parfois, sinon toujours, des fibrilles reunissent l'un à l'autre leurs corpuscules centraux", können wir völlig auf Grund von Durchschnittsbildern bestätigen. Auch Boveri, der in den weiteren Stadien die Existenz von Pol zu Pol durchgängiger ununterbrochener Fasern nicht zugibt, erwähnt für die Anfangsstadien, dass in den Furchungszellen die Centrosomen „durch ein deutliches Fädchen noch in unzweifelhafter Verbindung stehen."

Je mehr die beiden Controsomen sich von einander entfernen, desto deutlicher wird die Centralspindel und weist dabei alle Eigenschaften auf, die wir an der Centralspindel von anderen Zellen her kennen.

Diese Centralspindel ist sowohl in dem befruchteten Ei in ganz typischer Form zu sehen, als auch in den analogen Stadien in den Furchungszellen (vergl. Fig. 7).

Wir möchten hier hervorheben, dass die Vorgänge im protoplasmatischen Zellleibe des bereits befruchteten Eis ganz die gleichen sind wie in den Furchungszellen, und zwar den beiden ersten Furchungszellen oder einer der späteren. Der einzige Unterschied zwischen der Mitose im befruchteten Ei und derjenigen in einer beliebigen Furchungszelle wird dadurch hervorgerufen, dass anstatt eines einheitlichen Kerns zwei Kerne vorhanden sind; dieser Unterschied kann also nur in den Prophasen eine Modification desjenigen Theils der achromatischen Figur hervorrufen, der durch die zu den Chromosomen hinziehenden Zugfasern dargestellt wird, — ein bezüglich der Mechanik u. s. w. so unbedeutender Unterschied, dass er hier nicht stets wieder betont zu werden braucht. Und deswegen wollen wir im folgenden die Zellstructuren im befruchteten Ei und in den Furchungszellen gemeinsam besprechen und unsere Behauptungen mit Bildern, die den beiden Zellenarten entnommen sind, illustriren. Auch Boveri erklärt in Anbetracht dieser völligen Uebereinstimmung, nachdem er in den Furchungszellen das Auseinanderweichen der Centrosomen erwähnt hat:

„Die weitere Entwicklung ist nun so völlig identisch mit der für das Ei beschriebenen, dass eine ins Einzelne gehende Darstellung überflüssig ist."

Muttersternstadium.

Wir geben hier zunächst eine Beschreibung dieses Stadiums, während wir die Besprechung und histologische Analyse der Zwischenstadien erst dann folgen lassen. Das Muttersternstadium bietet ein sehr verschiedenes Bild dar je nach der Methode, die zur Anfertigung des Präparats diente.

Gleichgültig, welche Fixirungsmethode auch angewandt wurde, wenn aber nur die Färbung mit Hämatoxylin-Eisenalaun vorgenommen wurde, zeigten sich an den beiden Polen typische einfache schwarze Centralkörper. Ihre Grösse schwankte etwas je nach dem Extractionsgrade, immer aber nur in geringen Grenzen, welche aus den Figuren zu ersehen sind. Vor allem aber hängt die Grösse der schwarz gefärbten Centrosomen davon ab, ob die Präparate mit Bordeaux vorgefärbt sind oder nicht. Wenn die Präparate ohne jede Vorfärbung mit Hämatoxylin-Eisenalaun behandelt werden, sind die Centrosomen stets grösser — offenbar färben sich geringe Theile der an das Centrosoma inserirenden Strahlen mit. Der Centralkörper erscheint einheitlich schwarz, eine weitere Structur lässt sich in ihm nicht mehr erkennen — bei dieser Färbung nicht, was keineswegs ausschliesst, dass andere Methoden, die eventuell weniger intensive, trotzdem aber specifische und distincte Färbung liefern können, vielleicht in Zukunft geeignet sein können, noch genauere Structurdetails in den Centrosomen aufzudecken.

Um diese Centralkörper gruppirten sich mächtige Strahlensysteme, die ebenso wie bei jeder Mitose in drei Theile getheilt werden können: 1) in die Zug- oder Mantelfasern, die von den beiden Polkörperchen zu den Chromosomen gehen. Diese ziehen in mächtigen Zügen von beiden Seiten her zu den gebogenen Chromatin-Schleifen, ganze Bündel davon strahlen gegen dieselben büschelartig aus und inseriren sich an ihnen der ganzen Länge nach (Fig. 9, 10, 21, 24, 25). Je nachdem die Schleifen getroffen sind, gewinnen wir ein anderes Bild dieser Zugfasern. Wenn wir die Schleife in ihrer ganzen Länge ausgebreitet vor uns haben (wie z. B. Fig. 21, 24), so sehen wir einen völligen

Strahlenfächer vom Centrosoma gegen dieselbe ziehen, wenn die Chromatinschleife dagegen so gestellt ist, dass sie mit ihrem freien Ende gegen den Beobachter zu gewendet ist und daher verkürzt gesehen wird, so haben wir geradezu ein ganzes kompaktes Strahlenbündel, das vom Centralkörper gegen dieselbe zieht. An Präparaten, die mit protoplasmatischen Farbstoffen behandelt wurden (an Eisen-Hämatoxylinpräparaten mit Bordeaux oder Anilinblau vorgefärbt oder mit Eosin nachgefärbt, oder an Biondi-Präparaten mit Rubin gefärbt), gibt dies ein prachtvolles Bild, dessen Schönheit die nach solchen Präparaten gezeichneten Figuren kaum wiederzuspiegeln im Stande sind (Fig. 9, 10, 25).

Diese Zugfasern heben sich sehr deutlich von den übrigen Strahlungen des Zellleibes ab. Dies wird durch verschiedene Umstände hervorgerufen; zunächst dadurch, dass die einzelnen Fibrillen dicker und mächtiger sind, als die übrigen Polstrahlen, dann dadurch, dass sie ebenso wie dies in neuerer Zeit auch für andere Zellen festgestellt wurde, in ihrer ganzen Ausdehnung mehr gleichmässig homogen sind, während die übrige Strahlung ihren microsomalen Bau stets bis zu gewissem Grade beibehält; schliesslich dadurch, dass sie infolge ihrer gleichmässigen Anordnung und ihrer Convergenz gegen den Centralkörper ein viel einheitlicheres und auffallenderes Totalbild liefern, was namentlich an Bildern wie Fig. 9, 10, 25 besonders auffällt [1]).

2) Die Centralspindelfasern. Die Existenz derselben lässt sich nicht an jedem beliebigen Präparate beweisen, da sie meist von den mächtigen Zugfasern sowie den Polstrahlen verdeckt werden. Ihre Existenz liesse sich zunächst aus den vorhergehenden Stadien ableiten, wo sie im befruchteten Ei, sowie in den Furchungszellen so ungemein deutlich zwischen den beiden Polkörpern sich ausspannten (Fig. 7, 8, 20), sodann aus den Stadien der Metakinese, wo sie wiederum zwischen den Chromosomenfiguren zum Vorschein kommen (Fig. 12, 13, 22, 25). Aber auch ein direkter Beweis für ihre Existenz lässt sich im Muttersternstadium aus günstig ausgefallenen Schnitten aufs bestimmteste er-

1) Der Stellung der Chromatinschleifen gegen den Beobachter zu glaube ich auch vor allem es zuschreiben zu müssen, wenn van Beneden sagt: „A côté des oeufs montrant très distinctement le fuseau achromatique, il en est d'autres où ses limites sont si peu marquées qu'il se confond avec l'aster, dont il constitue un secteur".

bringen, wie wir von Erlanger gegenüber hervorheben wollen. Wir haben nämlich zahlreiche Figuren, wo die Schnitte so gefallen sind, dass die Chromatinschleifen fast ganz, sowohl von unten wie oben weggeschnitten sind. Der Schnitt geht aber durch die beiden Pole hindurch und, da fast das ganze Feld zwischen den beiden Polen von Chromatinschleifen frei ist, so kann man in ihm aufs Deutlichste die Fäden der zwischen den Polkörpern ausgebreiteten Centralspindel sehen, die zum Theil mehr grade, zum Theil in Bogenform, bisweilen auch geschlängelt verlaufen. Ja, die Chromatinschleifen brauchen sogar nicht ganz weggeschnitten zu sein, es genügt, wenn nur ein grösserer Theil derselben entfernt ist, da man bei den Protoplasmafärbungen dann die gefärbten Fibrillen oberhalb oder unterhalb der Chromatinschleifen bei Hebung und Senkung des Tubus aufs Genaueste verfolgen kann.

Die Existenz dieser Fäden, die ununterbrochen von Pol zu Pol verlaufen, hat Boveri in seiner Ascaris-Arbeit geleugnet; van Beneden hat sie aufs Deutlichste von Anfang der Mitose an verfolgt: „Cependant toutes les fibrilles ne s'insèrent pas aux anses chromatiques; un certain nombre de ces éléments rélient entre eux les deux centres de la figure dicentrique. Au début de la mitose, alors que les deux sphères attractives se trouvent d'un même côté du noyau, au voisinage l'une de l'autre, les centres des sphères sont manifestement reliés entre eux par des fibrilles.“ Dasselbe gibt er für die Furchungskugeln an. Ebenso Herla: „J'ai pu de même facilement constater que certaines fibrilles passent directement d'un pôle à l'autre sans s'inserir aux éléments chromatiques.“

3) Die Polstrahlung. Diese geht von dem Centralkörper aus und beherrscht den ganzen Zellleib. Sie ist deutlich bis an die periphere Grenzschicht des Protoplasma zu verfolgen, so dass die Thatsache, dass die Grenzschicht der Zelle von ihr erreicht wird, hier mit grösster Sicherheit festzustellen ist. Diese Strahlen gehen nach allen Seiten aus, so dass nur der Sector der Strahlenkugel, den der vom Polkörper ausgehende, die Zugfasern und die eine Hälfte der Centralspindel umfassende Strahlenkegel einnimmt, von Polstrahlen frei bleibt. Diejenigen Polstrahlen, welche den Zugfasern am nächsten liegen, ziehen gegen den Aequator hin. Hier unterscheidet sich das Bild sehr, je nachdem

wir frühere oder spätere Muttersternstadien vor uns sehen. Anfangs nämlich überschreiten die von dem einen Polkörper ausgehenden Polstrahlen beträchtlich die Aequatorialebene, so dass sie gegen die Peripherie der anderen Kugelhälfte der Zelle hinziehen. Ganze Bündel von Fasern sieht man sich demnach im Aequator rings herum durchschneiden und kreuzen (Fig. 9, 10, 25). Und je früher das Muttersternstadium ist, desto grösser ist der nach dem Zellinneren (also gegen die Chromatinfigur und das Centrum der Zelle zu) offene Winkel. Allmählich wird das Gebiet, in dem die Strahlen sich schneiden, immer kleiner, wobei auch der Winkel, unter dem sie sich schneiden, sich verkleinert (Fig. 24). Während der Metakinese sieht man gewöhnlich die Strahlen von beiden Seiten her im Aequator enden (Fig. 12, 13, 14, 15, 22, 25)[1]).

Der Verlauf der Strahlen in weiterer Entfernung vom Polkörper wird etwas modifizirt durch die Ansammlung von grossen Vacuolen, die stets den Leib der Eizelle durchsetzen. Durch die stets in die Peripherie der Zelle verdrängten Vacuolen werden die Strahlen gezwungen, bisweilen einen etwas bogigen oder geschlängelten Verlauf zu nehmen, sie verlaufen in den mit kleinen Körnchen erfüllten Wänden der Vacuolen. Dieser Thatsache sowohl als auch dem Umstande, wie dies auf Verlauf der Protoplasmastrahlen einwirken muss, hat der eine von uns kürzlich bei Physa fontinalis eine Besprechung gewidmet, wo ganz dieselben Verhältnisse uns entgegentreten.

Das Verhalten dieser Vacuolen oder, sagen wir, hellen Kugeln, welche im Ei in colossaler Masse zu sehen sind, ist für die Structur des Zellleibes des Ascaris-Ei von fundamentaler Bedeutung: Die Vacuolen verhalten sich ganz ebenso wie etwa grosse Deutoplasmakörner, also z. B. grosse Dotterschollen sich verhalten würden, d. h. sie liegen stets zwischen dem eigentlichen Protoplasma; — von dem Augenblicke also, wo das Protoplasma typisch radiär um den Pol, resp. um die Pole der mitotischen Figur sich ordnet, liegen die Vacuolen interradiär, und je dichter und je zahlreicher die Protoplasmafäden werden, desto weniger Platz finden sie an

1) Diesen Thatsachen, die von principieller Bedeutung für die Mechanik der Mitose, vor allem für die Theilung des Zellleibes sind, gedenkt der eine von uns besondere eingehendere Bemerkungen zu widmen. Hier sei die Thatsache selbst blos hervorgehoben.

der Stelle, gegen welche die Strahlen convergiren, also um den Polkörper herum, sondern müssen gegen die Peripherie der Zelle ausweichen. Denke man sich statt der grossen Vacuolen grosse Dotterschollen, so wird ganz dasselbe typische Verhalten sich darbieten.

Dadurch kommt nun aber ein ganz bedeutender Unterschied zwischen dem Theil des Zellleibes um die Centralkörper herum und dem peripheren, Vacuolen enthaltenden Theile heraus. Dieser Unterschied ist äusserst auffallend und charakteristisch — wir weisen hier einfach auf denselben hin — später werden wir diesen Thatsachen eingehendere Bemerkungen widmen müssen, da wir sehen werden, dass man auf Grund dieser Thatsachen fundamentale Begriffe für die Zellstructur hat statuiren zu müssen geglaubt, denen wir um so weniger allgemeine Bedeutung zuschreiben können, als die dazu führenden Thatsachen Zellen entnommen sind, die infolge der Ansammlung einer grossen Menge deutoplasmatischer Massen abweichende Bilder zu liefern scheinen, die sich aber leicht aus allgemein gültigen Gesetzen über das Verhalten der Deutoplasmamassen (— wir können es einfach Gesetz der interfilaren, interradiären Lage deutoplasmatischer Massen nennen) herleiten lassen.

Besondere Aufmerksamkeit haben wir dem Verhalten der Strahlen in dem von Vacuolen freien Theile des Zellleibes und hier vor allem wiederum in der unmittelbaren Umgebung der Centralkörper zugewendet.

Wir sehen hier auf Schnitten einen an Strahlen äusserst reichhaltigen Kranz — (in Wirklichkeit also eine Kugel, eine förmliche Strahlensonne) — um das Centrosoma als Mittelpunkt gruppirt. Je näher dem Centrosoma, desto dichter sind die Strahlen; erst in einiger Entfernung divergiren sie mehr und es entstehen dadurch regelmässige interradiäre Räume. In diesen interfilaren Räumen sieht man nun feine, äusserst feine Körnchen liegen, eben dieselben Körnchen, die wir oben bereits die Zwischenräume zwischen den Vacuolen zugleich mit den Fibrillen ausfüllen sahen.

Ein bestimmter Bezirk im Umkreis um die Centrosomen herum, da wo die Strahlen sehr dicht bei einander liegen, bleibt nun aber auch von diesen Körnchen frei, sie finden dort, da die interfilaren Räume minimal sind, überhaupt keinen Platz und dadurch erhalten wir in unmittelbarer Umgebung um das Centrosoma

herum einen hellen, körnchenfreien Hof. Wir sehen nun an Präparaten, die mit protoplasmatischen Farbstoffen gefärbt wurden (Bordeaux, Eosin, Fuchsin), diesen helleren Hof fein radiär gestreift, die Strahlen streben alle auf das Centrosoma hin zu. Dieser hellere Hof wird noch durch einen Umstand besonders verdeutlicht: Die Protoplasmafibrillen im Ascaris-Ei, ebenso wie in den Furchungszellen sind sehr exquisit microsomal gebaut, die Microsomen sind durch feinere dünne Fäden untereinander verbunden. Wie nun bei vielen anderen Zellen, so sieht man auch bei Ascaris die ersten Microsomen, die in einem bestimmten Abstand, und zwar für alle Fäden in fast genau demselben Abstand auftreten, besonders stark hervortreten. Der Abstand zwischen dem Centrosoma und dem ersten Microsomenstratum ist bedeutend grösser, als zwischen je zwei von all den folgenden Microsomen. Dieser aus besonders starken Microsomen gebildete Kranz (in Wirklichkeit Kugelschale) liegt gerade an der Grenze zwischen dem körnchenfreien und dem körnchenenthaltenden Theile des Zellleibes. Das mikroskopische Bild kann hier recht verschieden aussehen, je nachdem die Fixirungsmethode (und die Färbungsmethode) die Strahlung weniger oder mehr verdeutlicht. Es sei hier nämlich hervorgehoben, dass nicht alle Fixirungsmittel die Strahlung mit derselben Deutlichkeit und Schärfe hervortreten lassen. Während die Strahlung an Sublimatpräparaten zart und wenig auffällig erscheint, heben andere Fixirungsmethoden (eine Mischung von Sublimat mit Eisessig und Alcohol, sodann von Sublimat-Alkohol, und Salpetersäure, Salpetersäure allein) die Strahlung trefflich hervor. Wenn man bei solchen Präparaten noch zudem protoplasmatische Farbstoffe angewandt hat, so wird man von der Fülle und von der Deutlichkeit der Strahlen geradezu überrascht.

Kurzum ergibt sich aus dem Geschilderten, dass der centrale, von Vacuolen freie Umkreis um die Centrosomen herum zunächst einen helleren, radiär gestreiften, völlig körnchenlosen Hof aufweist, während er im Uebrigen ein strahliges, dabei aber noch granulirtes Aussehen haben muss; beides, Granulation und Strahlung setzt sich zwischen die Vacuolen fort.

In der Strahlenkugel lassen sich noch ausserhalb des ersten, den helleren strahligen Hof umgrenzenden Microsomenstratums bestimmte concentrisch sich abgrenzende Bezirke, wenn auch sehr zart, unterscheiden. Die Ursache ihres Auftretens erklärt sich aus

der oben bereits hervorgehobenen Thatsache, dass die um den Centralkörper angeordneten protoplasmatischen Strahlen einen mikrosomalen Bau haben; da die Mikrosomen in regelmässigen und an allen Fäden in den gleichen Abständen liegen, so resultirt daraus das bekannte Bild der concentrischen Kreise, ähnlich wie es von Heidenhain für Leucocyten beschrieben wurde.

Die eingehendste Betrachtung haben wir der Frage gewidmet, wie weit die Strahlen nach dem Centralkörper hin zu verfolgen sind, da wir der Feststellung dieser Thatsache angesichts der in der letzten Zeit berührten Fragen die grösste Tragweite zuschreiben mussten. Eine genaue Prüfung dünner Schnitte, an denen die Strahlung besonders gut hervortrat, führte uns zu der Erkenntniss, dass die Strahlen direkt bis an den schwarz gefärbten Centralkörper herantreten — ein helleres Gebiet, welches etwa die Strahlenkugel von dem Centralkörper theilte, existirt nicht. Wir verweisen auf die beigefügten Figuren 1—25, die gerade in Bezug auf diesen Punkt mit besonderer Sorgfalt ausgeführt sind; man sieht in ihnen die Fibrillen der Strahlen mit der grössten Deutlichkeit in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Centralkörper.

Prophasen.

Wir haben oben bereits die Zweitheilung des Centrosomas, die Theilung des einheitlichen Protoplasmahofs und die Entstehung der Centralspindel erwähnt. Sobald nun die Scheidung in die beiden Höfe sich vollzogen hat, kann man auch gewöhnlich sehr deutlich wahrnehmen, dass die protoplasmatischen Höfe strahlig erscheinen und dass über den protoplasmatischen Hof hinaus Strahlen hinausgehen, die zwischen die Vacuolen in der Umgebung des protoplasmatischen Hofs ihren Weg nehmen (Fig. 3, 4, 20). Ein je weiteres Stadium der Entfernung der Centren wir vor uns haben, desto deutlicher tritt die Strahlung hervor (Fig. 5, 7, 8). Und auch innerhalb des protoplasmatischen Hofes tritt die Strahlung allmählich mit immer grösserer Deutlichkeit hervor, so dass wir Strahlen und dazwischen eine körnige, interfilar, interradiär gelegene Masse unterscheiden können (Fig. 3, 4, 5, 20). Je weiter die Entwicklung fortgeschritten ist, desto weiter tritt die Körnelung in den Hintergrund, die strahlige Struktur dagegen in den Vordergrund, wobei die Strahlen nicht nur zahlreicher, sondern auch deutlicher, dicker, voluminöser, mächtiger werden.

Von den weiteren Entwicklungsstadien aus zurückbetrachtet lässt nun aber der anfangs körnig aussehende protoplasmatische Hof in den Anfangsstadien nur eine Deutung zu: es müssen in ihm enthalten sein: 1) eine Substanz, aus der die immer deutlicher hervortretenden Fäden sich histologisch herausdifferenziren und 2) die körnige Masse, die alle die gleichen Merkmale und Eigenthümlichkeiten zeigt, wie die zwischen den Vacuolen wahrnehmbaren Körnchen, die wir also nicht anders auffassen können, als für kleine Dotterkörnchen. Diese Dotterkörnchen verdecken uns die typische Structur der rein protoplasmatischen Theile. Dass aber diese von Anfang an radiär angeordnet sind, lässt sich aus der Stellung der Dotterkörnchen erschliessen, die in Reihen concentrisch um die Centralkörper angeordnet sind (Fig. 18, 19). Wir glauben deshalb, dass, wenn kurze Zeit später die Strahlung innerhalb des protoplasmatischen Hofs (oder der protoplasmatischen Höfe) auftritt, sie nur als eine Verdeutlichung der jetzt bereits vorhandenen Protoplasmastructur gedeutet werden kann. Das stark körnige Bild aber, das uns anfangs der protoplasmatische Hof bietet, ist sicherlich auch noch darauf zurückzuführen, dass die protoplasmatischen Fäden, wie oben hervorgehoben, einen deutlichen microsomalen Bau haben.

Wie wir oben gesehen haben, ist dieser microsomale Bau auch später, wo die Fäden während der weiteren Stadien der Mitose mehr angespannt sind und dadurch, wie dies auch für andere Zellarten bekannt ist, einen mehr einheitlichen Bau aufweisen, doch deutlich sichtbar, — in den Anfangsphasen nun sind die Microsomen deutlicher, die Verbindungsfäden dagegen nur äusserst schwer zu erkennen.

In dieser Auffassung werden wir noch bestärkt durch Betrachtung der Entwicklung der achromatischen Figur in den Furchungszellen.

Nach erfolgter Durchschnürung des Zellleibes sieht man um den nach Heidenhain's Methode intensiv schwarz gefärbten Centralkörper eine deutliche Strahlung, zwischen der in einem geringen Abstande vom Centralkörper die kleinen Dottermassen, in weiterer Entfernung die grossen Vacuolen interradiär zu sehen sind (Fig. 16, 23).

Diese Strahlung wird allmählich undeutlicher, ebenso, wie dies bei jeder Mitose zu geschehen pflegt; die Ansammlung der

körnigen Masse in unmittelbarer Umgebung der Centrosomen und die mehr periphere Lage der grossen Vacuolen bleibt bestehen. Wenn nun der Centralkörper sich geteilt hat und die beiden Hälften sich zu entfernen beginnen, kann man hier an den Furchungszellen viel früher schon, als im befruchteten Ei die Strahlung um das Centrosoma wahrnehmen (Fig. 7). Auch die höchstwahrscheinlich durch concentrische Mikrosomenstrata der protoplasmatischen Fäden hervorgerufene Erscheinung der concentrischen Kreise lässt sich bisweilen in frühen Stadien bereits wahrnehmen.

Metakinese.

Während des Stadiums des Muttersterns sahen wir sämmtliche Theile der Strahlenfigur in voller Blüthe. Gegen Ende desselben sahen wir die Polstrahlen, die gegen den Aequator hin ziehen, immer weniger die Aequatorialebene überschreiten, immer weniger die anderseitigen Strahlen kreuzen. Bei Beginn der Metakinese, wenn die Tochterelemente der Chromosomen sich etwas zu entfernen beginnen, sehen wir meist die Strahlen in der Aequatorialebene enden (Fig. 12, 13, 14, 15, 22, 25); kleine Variationen, die auf individuelle Verschiedenheiten der Schnelligkeit, mit der die Mitose verläuft, zurückgeführt werden müssen, kommen hier natürlich öfters vor (vergl. Fig. 11). Sodann tritt bekanntlich weiterhin während der Zeit, wo die Chromatintochterschleifen gegen die beiden Pole hingeführt werden, eine Einschnürung des Zellleibes und gleichzeitig eine Dehnung desselben in der Längsachse ein (Fig. 12—15). Wenn nun vor der Zellleibseinschnürung das Stadium eintritt, wo sämmtliche nach dem Aequator hinziehende Strahlen wirklich in demselben enden, wo also der Aequator bereits exact die beiden Zellhälften, die sich in die beiden Tochterzellen umwandeln sollen, scheidet, haben die gegen die Aequatorialebene hinziehenden Strahlen nicht alle dieselbe Länge. Diejenigen, welche gegen die Peripherie des Aequatorialkreises ziehen, sind die längsten von allen, sie müssen einen längeren Weg zurücklegen, als diejenigen, welche mehr gegen das Centrum der Zelle, gegen die chromatische Figur hinziehen. Diese Strahlen sind in diesem Stadium sogar die längsten von allen Polstrahlen, sie sind im Verhältniss zu allen anderen Strahlen gedehnt. Die Dehnung wird noch sicherlich dadurch erhöht, und weniger leicht ausgeglichen, dass gegen die Peripherie hin interfilar die mächtigen

Vacuolen liegen, so dass bisweilen die Strahlen in Folge dessen sogar etwas gekrümmt verlaufen. Diese Ungleichheit der Strahlen bildet sich allmählich heraus, ebenso bildet sie sich allmählich zurück. Im Augenblick der eben erfolgenden Zelleinschnürung sieht man dieses starke Strahlenbündel meist bogig nach einwärts gedrängt (Fig. 12—14). Dieser Bogen gleicht sich bald aus und allmählich gewinnen im Verlauf der Zellleibseinschnürung die „organischen Radien“ der beiden Tochterzellen ihre gleiche Länge wieder; die Dehnung der nach der Peripherie des Aequators hinziehenden Strahlen hört völlig auf (Fig. 15, 16, 22).

In diesen Stadien haben wir nun eine Thatsache kennen gelernt, der wir eine weitgehende prinzipielle Bedeutung zuschreiben müssen. Diese betrifft die Gestalt der Centrosomen während derselben.

Während nämlich in allen vorhergehenden Stadien und im Stadium des Muttersterns die Centrosomen im mikroskopischen Bilde stets rund, also in Wirklichkeit kugelig sind, erscheinen sie unmittelbar vor der Einschnürung des Zellleibes, sodann, wenn während der Einschnürung der Verlauf der Strahlen bogenförmig sich gestaltet, länglich, und zwar in der Richtung derjenigen von ihnen ausgehenden Strahlenbündel, für die wir soeben die grösste Länge und somit den höchsten Grad der Dehnung (relativ) festgestellt haben. Man kann auf Schnitten, die mit Hämatoxylin-Eisenalaun behandelt sind — gleichgültig ob protoplasmatische Farbstoffe vorher oder nachher oder überhaupt nicht angewendet sind — an den Polen, an Stelle der sonst runden Centrosomen feine schwarze Striche wahrnehmen. Es hängt nur von dem Grade, bis zu welchem die Präparate in Eisenalaun differenzirt wurden, ab, ob diese schwarzen Striche etwas stärker, dicker, wie in Figur 12, 13, 14 oder schwächer, dünner ausfallen (Fig. 22, 24, 25), sie sind aber stets, auch wenn sie noch so zart und fein sind, so deutlich und charakteristisch, dass sie dem Beobachter sofort auffallen müssen. Am lehrreichsten sind natürlich die Bilder, wo das Protoplasma (mit Bordeaux, Eosin, Fuchsin u. s. w.) gefärbt ist, weil dann in der That die Centrosomen allein gefärbt erscheinen; bei Präparaten, die nicht vorgefärbt sind, erscheinen die Striche stets dicker und grösser, was wir darauf zurückführen zu müssen glauben, dass die centralen Theile der an das Centrosoma inserirenden Radien den Farbstoff festhalten; dadurch er-

scheinen diese Stäbe (im mikroskopischen Bilde!) sogar bisweilen nach der einen oder anderen Richtung wie etwas verbogen, was an Präparaten, die mit protoplasmatischen Farbstoffen vorbehandelt waren, nicht vorkommt. Diese Formveränderung der Centralkörper in diesem Stadium ist nicht etwa eine zufällige oder nur ab und zu wahrnehmbare Erscheinung, sondern sie tritt ganz regelmässig, fast ausnahmslos während der Metakinese auf, sowohl im befruchteten Ei, als auch in den Furchungszellen. Diese Abplattung der Centralkörper ist weiterhin in diesem Stadium stets wahrzunehmen, gleichgültig wie der Schnitt gefallen sein mag; wenn man sich also aus den Schnitten das wirkliche Bild reconstruirt, gelangt man zu der Vorstellung, dass die Centralkörper in diesem Stadium die Form von platten, rundlichen Scheiben haben müssen, und zwar gewinnt man den Eindruck, dass die Centrosomen zu diesen Plättchen von runder Scheibenform durch den Zug der rings herum im Kreise an sie herantretenden Strahlen, und zwar derjenigen, welche im Verhältniss zu anderen Polstrahlen gedehnt sind, ausgezogen wurden.

Während wir uns weitergehende Schlussfolgerungen, die uns diese Formveränderung der Centrosomen in diesem Stadium zu machen erlaubt, oder zu denen sie uns vielmehr zwingt, für einen besonderen Abschnitt vorbehalten, wollen wir hier auf die Figuren, welche eine kleine Auswahl von Tausenden solcher Fälle bieten, hinweisen (Fig. 12—14, 22, 24, 25). Sobald die Einschnürung des Zellleibes weiter fortgeschritten ist, sobald sich nach und nach die anfängliche Aequatorialebene zu dem, die periphere Zone der Tochterzellen vervollständigenden Kugelabschnitt, der die Abplattung bisweilen längere Zeit behalten kann, umgewandelt hat, hört — wie erwähnt — die Dehnung der seitlichen Polstrahlen und der eventuelle bogige Verlauf derselben auf; durch Verschiebungen in diesem neuentstehenden Theile der Zelloberfläche wird ihr peripherer Insertionspunkt derartig verlegt, dass sie dadurch wiederum geradlinig verlaufen. Sobald dies geschehen ist, hört aber auch die Abplattung der Centrosomen sofort auf, sie kehren zu ihrer runden, dem nunmehr von allen Seiten gleichmässig auf sie einwirkenden Zug der contractilen Protoplasmafäden entsprechenden Gestalt zurück (Fig. 15), so dass im Stadium, wo die beiden Tochterzellen sich völlig abgeschnürt haben, die Centrosomen niemals anders im mikro-

skopischen Bilde, als typisch rund (also in Wirklichkeit kugelig) erscheinen (Fig. 16, 23). Natürlich kann man bei Durchmusterung der Tausende von Bildern ähnlicher Art, die uns vorlagen, leicht zwischen der anfänglich runden Form und zwischen dem Maximum der Abplattung zu ganz unglaublich dünnen Scheibchen (vergl. Fig. 22), dann wiederum der Wiederkehr zur runden Form, alle möglichen Zwischenstufen in der Form der Centralkörper finden, die aber stets dem auch histologisch wahrnehmbaren Dehnungsgrade der betreffenden Strahlenbündel entspricht.

Während der Metakinese sieht man zwischen den sich von einander entfernenden Chromatinfiguren continuirliche, im Aequator ununterbrochene Fäden (Fig. 12, 13, 25) zum Vorschein kommen. Wir halten sie für die Fäden der Centralspindel, der wir oben bereits einige Bemerkungen gewidmet haben. Dass diese Verbindungsfäden etwa aus dem Linin der Chromatinschleifen ausgesponnen werden, wie es gerade für Ascaris von van Beneden[1]), Boveri, Herla beschrieben wurde (filaments de réunion, Verbindungsfäden), müssen wir mit Bestimmtheit in Abrede stellen. Die Prüfung dünner Schnitte beweist uns, dass sie davon völlig unabhängig sind, wir haben hier vielmehr ein typisches Verhalten der Centralspindel, wie es aus zahlreichen Untersuchungen an anderen Zellen bekannt ist.

Auch die weiteren Schicksale dieses Theils der Centralspindel sind die gleichen: sie wird in der Mitte des Zellleibes in ein dünnes Bündel zusammengefasst (Fig. 23); in dieser eingeschnürten Stelle kommt es, wie wir v. Erlanger gegenüber hervorheben wollen, durch Verdickung der Centralspindelfasern im Aequator zur Entwicklung eines, wenn auch wenig deutlich ausgeprägten Zwischenkörpers, der erst schwindet, als sich zwischen den Tochterzellen eine für die Furchungszellen des Ascaris-Eies sehr charakteristische Zwischenhöhle zu bilden an-

1) Van Beneden meint: „il s'agit d'un stroma achromatique abandonné par la chromatine". Herla: „Nous sommes fort tenté de leur attribuer comme van Beneden une origine nucléaire et même chromosomique si l'on peut ainsi s'exprimer." Aehnlich Boveri, nur mit dem Unterschied, dass er nach seinen Präparaten sogar „diese Verbindung nicht allein zwischen den Schleifenenden, sondern zwischen allen Abschnitten je zweier Schleifen" annimmt.

fängt (sehr deutlich in Fig. 24, 25 zwischen den Furchungszellen zu sehen), einer Zwischenhöhle, die noch typischer bei anderen Thiergruppen, z. B. Mollusken, entwickelt ist und die bei Ascaris bisher wenig Beachtung gefunden hat; sie wurde von van Beneden zuerst gesehen, hat aber eine — unser Auffassung nach — nicht genügende Deutung als „un élément nouveau", das er „lentille équatoriale" nennt, erfahren. — Die Thatsache, die Herla erwähnt „La lentille équatoriale se laisse distinguer dans ces préparations par son homogénéité, mais ne fixe aucun des colorants dont je me suis servi", erklärt sich eben daraus, dass sie eine Höhle ist, deren flüssiger Inhalt durch die einwirkenden Reagentien, dann durch das Medium, in dem die Zellen untersucht werden, also Glycerin oder Balsam einfach verdrängt wird und deshalb niemals an Präparaten besonders sichtbar sein kann. Erlanger deutet das Gebilde richtig als einen Hohlraum zwischen den Blastomeren.

Nach erfolgter Durchschnürung des Zellleibes und Abschnürung der beiden Tochterzellen (wiederum gleichgültig, ob es sich um die Tochterzellen der Eizelle oder einer der Furchungskugeln handelt) wird, wie nach jeder mitotischen Theilung, die Strahlung allmählich schwächer; zunächst verwischt sich aber ganz stufenweise der periphere Theil, der zwischen den Vacuolen sich erstreckte, dann allmählich die auf den Centralkörper gerichteten Fadenenden. Während die Fäden hier allmählich schwächer werden, erscheint eine immer grössere Zahl von körnigen Elementen, die wir wiederum als die „anschwellenden" Microsomen der Protoplasmafäden sowie die vorhin schon wahrnehmbaren kleinen Deutoplasmakörnchen ansprechen müssen. Der Gegensatz zwischen dem peripheren Haupttheil des Zellleibes, der vorwiegend von grossen Vacuolen erfüllt ist, und zwischen dem kleinen, nur von kleinen Deutoplasmakörnchen erfüllten protoplasmatischen Hof bleibt aber bestehen, selbst dann noch, als die Tochterkerne soweit umgeändert sind, dass sie die Form der „ruhenden" Kerne angenommen haben. Mit einem Wort: wir haben das Bild, das vollkommen demjenigen gleicht, das wir bereits als Ausgangspunkt für die Entstehung der zweipoligen, achromatischen Figur kennen gelernt und analysirt haben.

Es tritt hier also ganz dasselbe ein, was nach jeder Mitose (also auch bei befruchteten Eiern) stets eintritt: Das Strahlen-

system wird undeutlich und das Mitom kehrt zu seiner für ruhende Zellen charakteristischen Structur zurück, wo es schwer zu entscheiden ist, ob die mikrosomalen Fäden ihre Selbstständigkeit bewahren oder in netzförmiger Anordnung unter einander in Verbindung treten.

II. Allgemeiner Theil.

Wir haben im Vorhergehenden uns nur auf die Schilderung der thatsächlichen Befunde, die wir unseren Präparaten entnehmen konnten, beschränkt, wir haben eingehendere Discussion derselben und eine eingehendere Erörterung der diesbezüglichen in der cytologischen Literatur herrschenden Controversen absichtlich vermieden.

Gesetzt den Fall, dass die genauere Zellstructur im befruchteten Ei und in den Furchungszellen von Ascaris megalocephala bisher noch nicht genauer geprüft worden wäre, so könnten wir uns auf Grund der im Vorhergehenden beschriebenen Bilder darauf beschränken, die grosse Uebereinstimmung, welche zwischen unseren Beobachtungen und den bei anderen Zellen während der Mitose beschriebenen Bildern herrscht, hervorzuheben.

Wir könnten geradezu die mitotischen Figuren von Ascaris als ein ausgezeichnetes, klassisches Objekt hinstellen, das wenige seinesgleichen haben dürfte, falls es darauf ankommt, abgesehen von den Chromosomen noch die Polkörperchen, die Zugfasernkegel, die Centralspindel in allen ihren Stadien und vor allem die Polstrahlung in mächtiger Entwicklung sowie das Verhältniss der Deutoplasmamassen zu derselben in typischer Form zu sehen.

Doch ebenso sehr, wie sich unsere Beobachtungen den in letzter Zeit für andere Zellen beschriebenen Bildern nähern, weichen sie in einigen Punkten von den Beschreibungen ab, die in der Literatur zum Theil für Ascaris megalocephala vorliegen; nimmt ja doch Ascaris megalocephala in der cytologischen Literatur bisher gewissermaassen eine Sonderstellung ein.

Von den zahlreichen Arbeiten, welche unser Objekt betreffen, beschäftigen sich die meisten entweder mehr mit Problemen, die unter den speciellen Begriff der Befruchtung fallen (Annäherung, Lage der Geschlechtskerne etc.) oder aber sie

beschränken sich, wenn sie in genauere celluläre Details eingehen, auf die Analysirung der chromatischen Theile, während die achromatischen Zelltheile weniger Beachtung darin gefunden haben.

In dieser Beziehung kommen nur die beiden classischen Arbeiten von van Beneden und Boveri sowie die neuere Arbeit von Herla in Betracht. Sodann hat in neuester Zeit von Erlanger ähnlich, wie wir, auf Schnitten dies Objekt untersucht.

Mit den Ergebnissen dieser Forscher haben wir nun in jedem Punkte unsere Beobachtungen verglichen. Und wir müssen von vorneherein hervorheben, dass wir in sehr vielen Punkten auf Schritt und Tritt eine Uebereinstimmung mit der Beschreibung van Beneden's konstatiren konnten; wir waren geradezu überrascht, wie der grosse belgische Forscher an seinem Objekt in toto eine Fülle von Thatsachen festgestellt hat, die erst nachträglich für andere Zellen unter Anwendung einer äusserst subtilen Technik festgestellt, gewissermaassen von Neuem entdeckt wurden. Unsere an feinen (5 bis höchstens 10 μ dicken) Schnitten gewonnenen Erfahrungen bieten in den hauptsächlichsten Punkten eine Bestätigung seiner Beobachtungen, wenn auch die Erfahrungen der letzten Jahre auf dem Gebiete der Zelllehre uns manche Details genauer zu erklären gestatten. In einzelnen Punkten nur weichen allerdings unsere Beobachtungen von denen van Beneden's ab, gerade die verbesserte Methode bietet aber für diese Differenzen eine hinreichende Erklärung.

Weniger stimmen dagegen unsere Resultate mit denen Boveri's überein, oder vielmehr der Unterschied betrifft nicht so sehr die Beobachtungen und Bilder selbst, als vielmehr die Deutung, welche sie seitens Boveri's erhalten haben. Während wir eine detaillirte Erörterung der sich ergebenden Uebereinstimmungen für überflüssig erachten, wollen wir gerade den controversen Punkten oder denjenigen, welche bisher noch nicht spruchreif sind, und deren Discussion deswegen zur Klärung des Sachverhalts dienen kann, unsere besondere Aufmerksamkeit widmen, wobei wir auch andere uns zur Verfügung stehende Objekte mit als Controllmaterial zur Discussion heranziehen wollen.

1. Die van Beneden'sche Attractionssphäre, der Boveri'sche Archoplasmabegriff, Structur des Protoplasma.

Wir haben im speziellen Theil bereits eingehender die Thatsache erörtert, dass im befruchteten Ei sowohl auch in den Furchungszellen während der ganzen Mitose ein ganz prägnanter Unterschied zwischen dem Theile des Zellleibes im Umkreise der Centrosomen und zwischen dem peripheren Theile desselben besteht und wir sahen den Unterschied dadurch hervorgerufen, dass in der Umgebung der Centrosomen zwischen den radiär angeordneten Protoplasmafäden zunächst keine, dann nur kleinere Dotterkörnchen Platz fanden, während die grösseren Vacuolen, die typisch interradiär lagen, nach der Peripherie verdrängt wurden. Ein Blick auf die Fig. 1—25 genügt, um die daselbst genauer erörterten Verhältnisse zu veranschaulichen.

Diese Thatsache erscheint uns heutzutage ganz natürlich, nachdem wir über die interfilare Lage der Deutoplasmamassen in verschiedenen Zellen (Pigmentzellen, Leukocyten mit Granulationen, Eiern mit grossen Dotterschollen u. v. a.) im Ruhezustande sowohl als auch während der Mitose genauere Kenntniss gewonnen haben, und sobald wir die Thatsache berücksichtigen, dass die grossen Vacuolen (homogenen Kugeln) im Ascarisei sich ganz analog wie grosse Deutoplasmakörper verhalten.

Diese Thatsache hat aber in den Arbeiten van Beneden's und Boveri's eine ganz besondere Deutung und Beleuchtung erfahren.

Die Attractionssphäre.

Van Beneden sagt (p. 548 Arch. de biol. T. IV): „Il apparaît à chacune des extrémités d'un axe perpendiculaire au plan équatorial, dans lequel siège l'étoile formée par les anses chromatiques, un corps clair délimité par un cercle de granules achromatiques. Ce corps spheroïdal est formé d'une substance plus homogène que le vitellus ambiant; il présente en outre une affinité plus grande pour le carmin. Il s'agit donc d'une formation morphologique distincte et je propose de désigner ces corps sous le nom de sphères attractives. Au centre de chacune des sphères se voit un globule ou un groupe des globules diffé-

renciés auxquels je conserve le nom de „corpuscules polaires.“ De chaque corpuscule central partent radiairement dans toutes les directions des lignes très fines, qui paraissent rattacher au corpuscule polaire les grains achromatiques du contour de la sphère attractive. Mais ces lignes se prolongent au delà des limites de la sphère jusques dans le protoplasme vitellin, auquel elles donnent une structure radiée.“

Durch diese Beschreibung ist zum erstenmal der Begriff der „Attractionssphäre“ eingeführt worden, als eines besonderen Theils der ganzen Strahlung, die van Beneden unter dem Namen „Aster“ zusammenfasst[1]). Er hebt hervor, dass die Strahlung am mächtigsten im Stadium des Muttersterns ist.

Herla, ein Schüler van Beneden's, gibt an: „Mais les limites de la sphère sont loin d'être bien marqués dans tous les oeufs et les différences d'aspect dépendent, selon moi, des méthodes employées pour fixer et colorer les oeufs.“

„La plupart des oeufs représentés ne montrent aucune trace d'une sphère attractive différenciée de l'aster.“

Dagegen geben andere Methoden nach Herla ganz distincte Bilder in dieser Beziehung und: „Jl suffit d'avoir vu une de ces préparations où les sphères tranchent nettement par leur coloration sur le reste du protoplasme pour être convaincu qu'il existe dans la cellule un corps morphologiquement distinct au centre des radiations des asters.“

Wir haben oben bereits diese Bilder genauer besprochen und wir glauben ohne nochmalige Wiederholung des oben beschriebenen feststellen zu können, dass im Ascarisei der ganze von den grossen Vacuolen, oder sagen wir Deutoplasmakugeln freie Theil des Zellleibes von van Beneden als „sphère attractive“ bezeichnet wurde.

Wir stimmen völlig v. Erlanger zu, wenn er erklärt, dass „die Attractionssphäre van Beneden's, nichts weiter als Dotterfreies, gewöhnliches Protoplasma ist, welches um das Centrosom

1) Si l'on donne à l'ensemble des figures stellaires le nom d'asters il y a lieu de distinguer dans ces derniers une portion centrale, de forme sphéroïdale, bien circonscrite, se teignant en vert clair, comme le corpuscule polaire qui occupe leur centre; ce sont les portions centrales des asters que nous avons désignées sous le nom de sphères attractives.

oder an den Spindelpolen dadurch besonders deutlich hervortritt, dass die Dotterkugeln um dasselbe einen Mantel oder eine Kugelschale bilden. Uebrigens lässt sich stets nachweisen, dass dieses „Centroplasma“, wie ich es der Bequemlichkeit halber und rein topographisch nennen will, oder der „helle Centralhof“, wie es schon von den ersten genaueren Beobachtern der Furchung früher benannt wurde (vergl. Bütschli) durch Züge von gewöhnlichem wabigen Protoplasma mit dem übrigen peripheren, d. h. ausserhalb des Dottermantels befindlichen Protoplasma im Zusammenhang steht“ [1]).

Auch vom Rath, der unter anderen auch die befruchteten Eier von Ascaris untersucht hat, sagt:

„Mir scheint die Sphäre nur ein modificirter Theil des Zellplasmas zu sein, der sich durch eine grössere Dichtigkeit auszeichnet, aber mit dem übrigen Zellplasma in direktem Zusammenhang und intimster Beziehung steht.“

„Die Abgrenzung der Sphärensubstanz gegen das Zellplasma kann in gewissen Fällen eine deutliche sein, so dass man beim conservirten Material die Sphäre als einen im Zellplasma liegenden distincten Körper wahrnimmt, während in anderen Fällen eine solche scharfe Abgrenzung zwischen Zellplasma und Sphärensubstanz nicht nachweisbar ist (z. B. Leukocyten etc.). Das Strahlensystem im Aequatorialplattenstadium (Aster) und Dyasterstadium der Mitose besteht vielfach (immer?) nicht nur aus Sphärensubstanz, sondern auch aus radiär auf die Sphäre centrirtem Zellplasma (Plasmastrahlen) und gehen die Sphärenstrahlen und Zellplasmaradien oft ohne sichtbare Grenze unmerklich in einander über. Ist das Zellplasma feinkörnig oder finden sich Einschlüsse im Zellplasma, so kann bei der Mitose die Strahlung des Zellplasmas überaus deutlich sein und die gesammte Zelle einnehmen.“ Dann fügt er hinzu: „In Betreff der Continuität von Plasmastrahlen und Sphären-

---

1) Die letztere Anschauung v. Erlangers erklärt sich aus seiner ganzen Auffassung der Protoplasmastructur; von Ascaris giebt er an: „Weiter liess sich feststellen, wie Bütschli es schon früher bei Cephalopodenkeimscheiben und Echinodermeneiern gethan hat, dass die Strahlen der Polsonnen und der Spindel nichts weiter als der Ausdruck einer besonderen Anordnung der Waben zu Längszügen sind.“

strahlen stimme ich im Wesentlichen einer Heidenhain'schen Auffassung bei".

Von den Angaben anderer Autoren sind uns namentlich diejenigen von Bedeutung, welche Zellen mit reichen Deutoplasmamassen betreffen, so sagt van der Stricht, der die befruchteten Eier von Amphioxus lanceolatus untersucht hat: „La masse fibrillaire de la sphère attractive se continue périphériquement avec le treillis protoplasmique voisin".

Auch Eismond, der im übrigen völlig auf dem Boden der Bütschli'schen Schaumstructurtheorie steht, erklärt auf Grund von Untersuchungen an Siredon und Triton taeniatus „in morphologischer Hinsicht die Attractionssphären bloss als nicht scharf abgegrenzte Bezirke des Zellleibes, in deren Bereiche das protoplasmatische Gerüstwerk i. e. die Filarsubstanz der Autoren nur verhältnissmässig dichter, als im übrigen Zellleibe zusammengefügt ist und dadurch nun öfters als ein compakter Klumpen sich auszuzeichnen vermag."

In dieser Auffassung werden wir noch mehr bestärkt durch Untersuchung von Zellen, welche ähnliche Verhältnisse darbieten, wie die Eier und Furchungszellen von Ascaris. In dieser Beziehung haben Untersuchungen an Physa font. uns ein vorzügliches Objekt kennen gelehrt. Auch dort waren in späteren Stadien der Befruchtung (Fig. 37, 43, 44, 45, 46, 47) sowie in den Furchungszellen in der Umgebung der Centrosomen Theile der Strahlenfigur zu sehen, die nur von kleinen Dotterkörnchen erfüllt waren, während in der Peripherie grosse Deutoplasmamassen in Gestalt von grossen Vacuolen eine Kugelschale um dieselben bildeten. Dadurch hätte man ein typisches Bild dessen statuiren können, was van Beneden als sphère attractive bezeichnet hat. Dass dies Bild aber eben nur durch die periphere Anhäufung der grossen Deutoplasmamassen verursacht war, liess sich dort Schritt für Schritt mit absoluter Sicherheit verfolgen, indem dort, wie der eine von uns genauer ausgeführt hat, im Anfang des Reifungs- und Befruchtungsprocesses die Dottermassen gleichmässig interfilar vertheilt waren, und die Strahlung im ganzen Zellleibe bis zur Peripherie ein gleichmässiges und identisches Bild darbot (Fig. 36, 40, 42); allmählich erst fingen die Vacuolen an hervorzutreten und allmählich fing der periphere Theil an, einen bedeutenden Unterschied gegen den centralen

Theil aufzuweisen. Ausser den Figuren, die dieser Arbeit beigegeben sind, vergleiche man auch die Abbildungen in der Physa-Arbeit.

Demnach liefern unsere Beobachtungen an Ascaris sowie an Physa eine Stütze für die von M. Heidenhain neuerdings für Leukocyten mit Nachdruck betonte Thatsache, dass die im Zellleib sichtbaren Strahlen von der Peripherie bis gegen das Centrosom hin ununterbrochen verlaufen, eine Thatsache, die der eine von uns gleichfalls an Leukocyten genauer beschrieben hat.

Von einigen Autoren wird dagegen der Unterschied zwischen der Attractionssphäre und dem übrigen Protoplasma viel zu scharf genommen und ein Gegensatz festgestellt, der in den thatsächlichen Verhältnissen nicht begründet ist.

Einige Autoren ziehen sogar zum Vergleich für die Beurtheilung der Sphäre sowie der Centrosomen die Gebilde, die bei männlichen und weiblichen Geschlechtszellen unter dem Namen „Nebenkern", „Dotterkern" beschrieben worden sind, heran. Diese Bildungen machen (wie namentlich für die männlichen Geschlechtszellen sehr eingehend festgestellt wurde), ganz eigenthümliche Veränderungen durch, die trotz vorzüglicher diesen Gegenstand behandelnder Arbeiten von Meves, vom Rath, Rawitz, Balbiani u. a. doch noch recht räthselhaft geblieben sind.

Meves sagt: „Alle neueren Untersucher sind darin einig, dem in den Samenzellen vieler höherer und niederer Thiere beobachteten Nebenkern die Bedeutung einer Attractionssphäre zuzusprechen. Dieselbe Deutung ist auf den Dotterkern des Eis anzuwenden, welcher als ein „Homologon des Nebenkerns (Balbiani) aufzufassen ist".

„Versucht man dem morphologischen Verständniss der beschriebenen Vorgänge in den Spermatogonien des Salamanders, soweit sie zunächst die Umwandlung der Sphäre in Körnermassen und die Rückverwandlung aus diesem Zustand betreffen, näher zu kommen, so entsteht sofort eine Frage, auf welche meine bisherigen Beobachtungen leider nur eine ungenügende Antwort geben: nämlich, wie sich die verschiedenen Bestandtheile der Sphäre, Centralkörper, Mark und Rindenzone bei diesem Process verhalten." Meves ist es in den späteren Sta-

dien nicht gelungen, zwischen den selbstständig gewordenen Sphärentheilchen Centralkörper mit Markzone nachzuweisen.

Eine dicke Membran schliesst diese Körper in gewissen Zeiten nach aussen ab — von dieser Membran gehen dann die radiären Fäden des Mitoms aus.

Wir können uns nicht verhehlen, dass mit Erklärung dieser Bilder als „Sphäre" eigentlich noch wenig erklärt ist, und wir glauben, dass es den weiteren Arbeiten erst vorbehalten sein wird, zu zeigen, wie sich hierbei die Centrosomen und die daran sich anheftenden Radien verhalten. Uns scheint die Sache so zu liegen, dass wir hier mit ganz specifischen Stoffen zu thun haben, die um den Centralkörper sich gruppirend eine vollkommene Kugel bilden, die aber ganz verschieden ist von dem, was wir sonst als Sphäre bezeichnen, dass diese Theile dann eine andere Anordnung und Verteilung im Zellleibe erfahren, einen ganzen Cyclus von Lageveränderungen durchmachen, um dann in den Bereich der Umgebung der Centrosomen wiederum zurückzukehren. Die Deutung der Befunde von Meves, die ihnen Niessing gibt: „Sie lassen sich jetzt so erklären, dass es nur die interfilaren Stoffe sind, welche sich in Stücke und Körnchen auflösen, ohne dass die Centralkörpergruppe mit den Fibrillen alterirt wird"[1]), erscheint uns sehr plausibel. Man muss jedoch abwarten, ob diese Vermuthung sich als richtig herausstellt. Wir glauben, dass Prenant völlig Recht hat, wenn er sagt: „Il est en tous cas certainement prudent de réserver pour le moment la question de l'identité de la sphère attractive et du noyau accessoire."

Jedenfalls möchten wir aber davor warnen, Befunde an anderen Zellen auf die Bilder der bei den Geschlechtszellen beschriebenen „Attractionssphäre" zurückzuführen, vielmehr ergibt sich die Nothwendigkeit, diese Befunde gerade aus den bei anderen Zellen gewonnenen Vorstellungen heraus zu erklären, und das Bedürfniss, sie mit ihnen in Einklang zu bringen.

Van Beneden hat auf Grund seiner Präparate sowohl

---

1) Niessing findet in den Sphären der ruhenden Hodenzellen des Salamanders: „deutlich mit Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin gefärbte Centralkörper, wie auch eine Strahlung in ihnen; man kann auch diese Strahlen bis weit in das Protoplasma hinein verfolgen."

im befruchteten Ei (der ersten Embryonalzelle) als auch in den Furchungszellen die Attractionssphäre als ein „permanentes Organ“, das sich von einer Zelle auf die andere durch Theilung fortsetzen soll, erklärt, und er verallgemeinert diesen Satz dahin: „la sphère attractive avec son corpuscule central constitue un organe permanent, non seulement pour les premiers blastomères, mais pour toute cellule[1]).“

Dieser These gegenüber müssen wir auf unsere früheren Beschreibungen hinweisen, aus denen unsere Beurtheilung des Sphärenbegriffs sich sofort ergeben muss: Wir halten das Sphärenbild lediglich dadurch hervorgerufen, dass im Ascarisei der centrale Theil um das Centrosoma sich von dem peripheren Theile dadurch unterscheidet, dass in dem letzteren die colossalen hellen Vacuolen interfilar gelegen sind. Wir halten also das Sphärenbild in dieser Form nur dort für möglich, wo grössere Deutoplasmamassen vorhanden sind, die nach der Peripherie interfilar verdrängt, diesem Theile des Zellleibes ein modificirtes Aussehen verleihen und dadurch den mittleren Theil besonders hervortreten lassen. Wir halten deswegen die Bezeichnung der sphère attractive als „un organe permanent“ oder „un corps morphologiquement distinct“ und seine scharfe Scheidung von der übrigen Strahlung für verfehlt und mit den thatsächlichen Befunden für unvereinbar. Auch v. Erlanger erklärt, dass er „im Gegensatz zu van Beneden und seinen Schülern die sog. Attractionssphäre nicht als ein dauerndes oder besonderes Zellorgan ansehen kann. Was die angegebene Vererbung dieser Bildung von einer Zellgeneration auf die andere betrifft, so scheinen

1) „Les radiations de l'aster, quoique déjà plus faiblement accusées, sont encore très nettes au stade de la division caractérisée par le dyaster, et même encore au moment où les noyaux des cellules filles se reconstituent en noyaux vésiculeux à structure reticulée. Seulement les radiations deviennent de moins en moins apparentes, et quand les noyaux ont revêtu les caractères de noyaux au repos l'aster est devenu tout à fait indistinct. Jl n'en est pas de même des sphères attractives: celles persistent; la limite qui les séparait du reste du corps cellulaire ne disparaît pas, et la portion protoplasmique de la cellule, circonscrite par cette limite, conserve des caractères spéciaux qui permettent de la reconnaître: elle montre dans les préparations à l'acide acétique l'apparence uniformément granulée qui contraste avec l'aspect du reste du corps cellulaire.“

die thatsächlichen Befunde (bezüglich deren wir mit den in der obigen Anmerkung wiedergegebenen Bemerkungen van Beneden's übereinstimmen), dafür eine positive Stütze zu liefern, doch nur anscheinend, denn die dichtere Anordnung des Protoplasma um das Centrosoma erhält sich bei den Furchungszellen von Ascaris nur deswegen so ununterbrochen, weil die Theilungen in den Furchungszellen in raschem Tempo auf einander folgen. Würde die Aufeinanderfolge der Zelltheilungen eine etwas langsamere sein, so würde sich das Protoplasma mehr gleichmässig im ganzen Zellleibe vertheilen, wie es etwa im unbefruchteten Ei vertheilt war, oder wie wir dies ja bei sämmtlichen Gewebszellen nach jeder Mitose verfolgen können, wo die um das Centrosoma gruppirte achromatische Figur als morphologisch abgegrenztes Gebilde allmählich völlig verschwindet. Anstatt also die sphère attractive als ein Organ zu bezeichnen, das sich stets bei der Zelltheilung vererben soll, glauben wir, verdiente es betont zu werden, dass die Centrosomen sammt der ganzen Kugel der sich an dieselben inserirenden organischen Radien der Zelle sich durch stete Theilung vererben. — Die Sphäre in den Tochterzellen hat aber stets, wo sie überhaupt vorhanden ist, eine rein topographische Bedeutung, nämlich sie zeichnet den centralen Theil von dem von Vacuolen (sagen wir allgemein, von grösseren Deutoplasmamassen) erfüllten peripheren Theile der Zelle aus; die Grenze zwischen diesen Theilen ist mehr oder weniger scharf. Wo aber grössere Deutoplasmaelemente nicht vorhanden sind, trotzdem aber nur in der Umgebung der Centrosomen eine Strahlung sichtbar ist, im übrigen Zellleibe dagegen fehlt, da ist dies Bild dadurch hervorgerufen, dass die peripheren Theile des Mitoms ihre radiale Anordnung vielleicht durch eine netzartige Anordnung verloren, und sie nur noch im centralen Theile behalten haben.

Innerhalb des von Deutoplasmamassen freien Protoplasmahofs kann man um das Centrosoma herum noch einen besonderen Bezirk, den van Beneden als zone médullaire beschrieben hat, sich abheben sehen: „Si l'on examine de plus près la constitution des sphères attractives, on remarque qu'il existe, immédiatement autour des corpuscules polaires, qu'il vaudrait mieux appeller corpuscules centraux, une zone circulaire plus claire, dans les limites de laquelle les radiations sont peu marquées et

peu nombreuses. Elle est délimitée par un cercle de granulations assez volumineuses. Des fibrilles reunissent ces granulations aux corpuscules centraux. Nous donnerons à ces zones centrales des sphères le nom de zones médullaires, en réservant le nom de zones corticales à leur couche périphérique."

Wir geben hier die Beschreibung van Beneden's deswegen wieder, weil sich aus ihr ein Missverständniss in der cytologischen Literatur erklären lässt, das durch die Arbeiten M. Heidenhain's grössere Bedeutung erhalten hat. M. Heidenhain hat durch seine Arbeiten an Leukocyten die Thatsache zu beweisen gesucht, dass „man von einer Astrosphäre (sphère attractive) nur dann sprechen kann, wenn die Hauptsache da ist, nämlich das van Beneden'sche Mikrosomenstratum oder der diesem entsprechende Contour". Und er gelangt zu dem Schluss: „Die van Beneden'sche sphère attractive ist mithin durchaus nicht etwa eine constante Eigenthümlichkeit der centrirten Systeme, sondern sie erscheint nur als ein ganz specielles vereinzeltes Vorkommen, und auch bei Leukocyten ist sie nur während der Zellenruhe, nicht aber während des Ablaufs der Mitose vorhanden."

Darin können wir Heidenhain nach unseren Erfahrungen völlig zustimmen, und auch darin schliessen wir uns ihm an, dass der Ausdruck Sphäre „nur als eine topographische Bezeichnung Geltung haben dürfe", dass die Astrosphäre also kein „Organ" der Zelle darstelle. Aber auf einen Umstand müssen wir hierbei aufmerksam machen: das, was Heidenhain als Sphäre bezeichnet, entspricht nur der van Beneden'schen zone médullaire — das Bild der zone corticale konnte bei Leukocyten absolut nicht vorhanden sein, da dort für gewöhnlich die besonderen Verhältnisse (Deutoplasmamassen), wie bei Ascaris nicht vorhanden sind[1]). Ein genauerer Vergleich der Beschreibung van Beneden's sowie der bezüglichen Abbildungen seiner Arbeit mit unseren Präparaten und den nach ihnen angefertigten Abbildungen (Fig. 1—25) ergibt diese Berichtigung sofort. Wenn wir aber von dieser Verwechselung, welche leicht erklärlich ist, in Anbetracht des

1) Nur wenn im Leukocyten grosse Granulationen angesammelt sind, könnte ein ähnliches Bild herauskommen. Vergl. dazu die Abbildungen in der Arbeit des einen von uns.

Umstandes, dass Heidenhain das Objekt van Beneden's nur aus der Lektüre, nicht aber aus eigener Anschauung kannte, abstrahiren und wenn wir stets anstatt der ganzen Attractionssphäre nur die zone médullaire nehmen, so können wir im übrigen allen Ausführungen Heidenhain's bezüglich der „von einem grösseren van Beneden'schen Körnerstratum abgegrenzten Sphäre“ zustimmen [1]).

Aber eins geht aus den obigen Ausführungen hervor, dass der Ausdruck „Sphäre“ nunmehr so vieldeutig ist, dass man bei seinem Gebrauch stets hinzufügen müsste, im Sinne welcher Autoren man denselben anwendet. Boveri sucht in seiner neuesten Arbeit diesen Namen in dem Sinne, wie er ursprünglich für Limax (befruchtetes Ei) von Mark angewendet wurde, nämlich zur Bezeichnung des gesammten auf ein Centrosoma centrirten Strahlensystems anzuwenden. Und doch ist der Begriff zur Bezeichnung der Sphäre im Sinne M. Heidenhain's nothwendig, und deswegen möchten wir vorschlagen, die Sphäre im Sinne Heidenhain's als „Mikrosphäre“ zu bezeichnen. Der Name gibt schon an, dass dies ein „kleines“ kugeliges Gebilde ist, welches sich von der grossen Strahlensonne des Zellleibes als differenzirtes Gebilde heraushebt. Wir könnten für die Mikrosphäre dieselbe Definition annehmen, die M. Heidenhain für seine Sphäre gibt: „Der Begriff der Astrosphäre (sphère attractive) hat nur als eine topographische Bezeichnung Verwendung zu finden. Die Astrosphäre ist kein Organ mit demselben Titel des Rechts, wie der Kern und ist keine constante Eigenthümlichkeit weder der Zelle noch auch der centrirten Systeme. Eine Astrosphäre kommt dadurch zu Stande, dass die inneren Enden der Fäden eines centrirten Systems in

1) In seinem Werk: „Ueber Kern und Protoplasma“ erwähnt Heidenhain, dass er innerhalb der Sphäre bei einem einzigen Leukocyten „die Andeutung eines inneren Körnerstratums, wie ein solches von van Beneden an der Grenze von Rinden und Markzone der Sphäre beobachtet wurde“, gesehen hat. Wir müssen nun darauf aufmerksam machen, dass innerhalb der zone médullaire (der Mikrosphäre, wie wir sie nennen) öfter, aber durchaus nicht constant, sowohl bei Ascaris als auch bei verschiedenen anderen Zellen noch zarte concentrische Bilder sich merkbar machen. Doch sind es so ungemein zarte Bilder, dass wir auf deren Wiedergabe in den Figuren verzichten mussten.

secundärer Weise durch das Auftreten eines van Beneden-schen Körnerstratums gegen die übrigen Zellbestandtheile hin abgesetzt werden." Nur möchten wir den letzten Satz allgemeiner fassen. Da nämlich nicht bei allen Zellen ein typisches van Beneden'sches Körnerstratum auftritt, das Bild der Mikrosphäre trotzdem aber ein sehr deutliches sein kann, so möchten wir sagen: Das Bild der Mikrosphäre kommt dadurch zu Stande, dass die inneren Enden der Strahlen im bestimmten Umkreise um die Centrosomen eine Differenzirung aufweisen, entweder dadurch, dass sie in gleichem Abstande vom Centrosoma plötzlich zarter werden und andere färberische Eigenschaften aufweisen, oder auch dadurch, dass sie durch das Auftreten eines van Beneden'schen Körnerstratums gegen den weiteren Theil der Strahlen abgesetzt werden[1]).

1) Unserer Ansicht nach beruht also das Sphärenbild auf Differenzirungen innerhalb der Protoplasmafäden selbst, wir können also Niessing nicht beistimmen, wenn er aus gewissen färberischen Eigenschaften der Sphäre den Schluss zieht, dass man gezwungen sei „in den interfilaren Räumen der Astrosphären einen besonderen Stoff anzunehmen, welcher von dem Zellprotoplasma verschieden ist und die Astrosphäre zu etwas Besonderem macht". Niessing vermuthet, dass dieser Stoff das Archoplasma Boveri's sein könne. Wir glauben, dass diese Vermuthung Niessing's zunächst insofern verfehlt ist, als Boveri's Archoplasma gerade das Material für die Strahlung selbst bilden soll. Sodann halten wir überhaupt die Annahme eines besonderen Stoffes zwischen den Fibrillen innerhalb der Sphäre für verfehlt. Die Thatsache, auf der Niessing diese Vermuthung aufbaut: „Macht man die B. E.-H.-Färbung etwas stärker, oder lässt die Farbe etwas weniger ausziehen, so findet man bei Sublimatpräparaten (bei meinen Präparaten auch ohne diesen Kunstgriff) Astrosphären, welche fast so schwarz gefärbt sind als die Centralkörper, wobei aber die Räume in der Nähe der Centrosomen heller bleiben und der schwarze Ton nach der Grenze zu stärker wird" erklärt sich auf ganz andere Weise. M. Heidenhain hat bereits von seiner Färbungsmethode hervorgehoben: „dagegen haben die Eisenfärbungen die Eigenthümlichkeit, dass sie in einer Minderzahl von Fällen (namentlich an unterdifferenzirten Schnitten) an der Grenze der Sphäre bald ein, bald zwei oder auch mehrere van Beneden'sche Mikrosomen in intensiver Schwärzung oder Bräunung aufweisen." Diese Beobachtungen haben wir auch bei Ascaris öfters machen können. An Präparaten, die ohne Vorfärbung mit Eisen-Hämatoxylin behandelt wurden, sahen wir öfters eine Reihe schwarzer Körnchen in concentrischer Lage an der Grenze der Sphäre, bisweilen einen förmlichen Körnerkranz — offenbar gleichfalls grössere

Das Auftreten der Sphäre ist nur an gewisse Stadien des Zelllebens gebunden, und zwar für verschiedene Zellenarten an ein anderes, wie die Untersuchung anderer Objekte uns feststellen lässt. Bei einigen Zellen ist sie nur während des Ruhestadiums, bei anderen dagegen gerade während einiger Stadien der Mitose sichtbar.

So ist z. B., wie M. Heidenhain zuerst hervorgehoben hat, und wie wir aus eigenen Untersuchungen durchaus bestätigen können, nur bei ruhenden Leukocyten eine schöne, durch ein typisches Mikrosomenstratum abgegrenzte Sphäre wahrnehmbar — (dies ist bei allen Thiergruppen der Fall; uns stehen Beobachtungen an Fischen [Selachiern], verschiedenen Amphibien, Säugethieren in reichlicher Zahl zu Verfügung; als Beispiel geben wir in Fig. 50 einen Leukocyten von Proteus, in Fig. 48 und 49 solche von Salamandra maculosa). — Während der Mitose fehlt eine Mikrosphäre vollkommen, und die Strahlen treten ganz gleichmässig gebaut bis an das Centrosoma heran.

Beim Ascarisei, sowie seinen Furchungszellen erhält sich dagegen das Mikrosphärenbild (zone médullaire van Beneden's) durch die ganze Mitose hindurch (vergl. Fig. 1—25).

Bei der Physe ist während der Ausstossung der Richtungskörper anfangs (in den Prophasen) nichts von einer Mikrosphäre zu sehen, die Strahlen sind ohne jede Veränderung bis an das Centrosoma zu verfolgen (Fig. 42, sowie zahlreiche Figuren der Physa-Arbeit), dann aber beginnt in ihrem centralen Bereiche um das Centrosom herum eine ganz bedeutende Differenzirung, die Strahlen werden zarter, verhalten sich Farbstoffen gegenüber anders und eine hellere Mikrosphäre bildet sich aus (Fig. 36—41, 43). Doch ist die Ausbildung der Mikrosphäre keineswegs beständig; in demselben Stadium, wo wir sie einmal typisch ausgebildet fanden, war an anderen entsprechenden Präparaten keine Spur zu sehen, sondern die Strahlen gingen unverändert bis ans Centrosoma. Die Figuren, welche in der Arbeit, die der eine von

Mikrosomen, die den Farbstoff festgehalten haben —; an mit Bordeaux vorgefärbten Präparaten war dieses Bild niemals zu sehen. Ebenso nun, wie an wenig differenzirten Schnitten die Strahlen in der unmittelbaren Umgebung der Centrosomen die Farbe mehr festhalten, so können auch die Strahlen da, wo sie die grossen Mikrosomen aufweisen, schwarz bleiben, und so erscheint dann ein Bild, das völlig dem entspricht, was Niessing beschreibt.

uns gemeinsam mit seinem Kollegen veröffentlicht hat, enthalten sind, veranschaulichen dies Verhalten am besten. Hier geben wir nur einige wenige, zum Theil neue Figuren, aus denen noch zu ersehen ist, dass die Mikrosphäre dadurch gerade hervorgerufen wird, dass die Strahlen um die Centrosomen herum plötzlich zarter und feiner werden; ein eigentliches, die Sphäre abgrenzendes Mikrosomenstratum ist nicht zu sehen (vergl. namentlich Fig. 38b, welche die Mikrosphäre der Fig. 38a unter starker Vergrösserung wiedergibt).

Ganz ähnlich verhält sich die Strahlung, welche mit dem Samenfaden eingeführt wird. Auch da gehen die Strahlen anfangs, während der Annäherung der Spermastrahlung zum Eikern, dicht an das resp. die zwei Centrosomen ohne jede Veränderung heran (Fig. 40—44); ein Bild der Mikrosphäre bildet sich erst später, und zwar wiederum, was den Zeitpunkt anbetrifft, variabel, aus. Auch in dieser Beziehung verweisen wir auf die Abbildungen der oben citirten Arbeit, sowie die Fig. 36—46.

Ganz ähnlich verhalten sich die befruchteten Seeigeleier, wo gleichfalls die Mikrosphäre in der vom Samenfaden eingeführten Strahlung sich erst allmählich im Verlauf des Befruchtungsprozesses ausbildet. Wie der eine von uns für Seeigeleier und für befruchtete Eier von Physa font. hervorgehoben hat, ist das mehr oder weniger deutliche Hervortreten der Mikrosphäre im mikroskopischen Bilde von den angewandten Fixirungsmitteln abhängig. So ist an Sublimatpräparaten bei Seeigeln, bei Physa, bei Ascaris das Bild wenig deutlich, sehr schön dagegen bei Zusatz von Essigsäure zum Sublimat, dann bei Salpetersäure, Pikrinessigsäure u. a. Und auch die Deutlichkeit, mit der die Strahlung innerhalb der Sphäre hervortritt, ist von dem angewandten Fixirungsmittel abhängig. Da dieselbe aber bei Anwendung entsprechender, wenn auch für jede Zelle verschiedener Fixirungsmittel sich wahrnehmen lässt, so glauben wir feststellen zu können, dass die Mikrosphäre durch Modification der Strahlen in der Umgebung der Centralkörper hervorgerufen wird, dass sie somit einen integrirenden Bestandtheil der protoplasmatischen Strahlenfigur der ganzen Zelle bildet und dass die Strahlen sich direkt in die weiteren Theile der Strahlung fortsetzen. Dass in den meisten Fällen, wo um die Centrosomen eine völlig homogene Sphäre beschrieben wird, dies meist nur darauf beruht, dass die

angewandten Methoden die Strahlung nicht zur Anschauung gebracht haben, ist uns sehr wahrscheinlich; absolut leugnen möchten wir die Möglichkeit von homogenen Sphären jedoch nicht; da aber während der Mitose, wenn auch nicht in allen Stadien, dann doch die Strahlung bis an das Centrosom heran beobachtet wird, so kann dies nur auf einem Zusammenfliessen der Radien beruhen, die dann aber sich wiederum differenziren können, also in petentia stets vorhanden waren.

Schliesslich möchten wir hier hervorheben, dass der Unterschied, welcher sich zwischen dem „Mikrosphären"-Theil und dem peripheren Theile für die Polstrahlen ergibt, auch für die beiden Strahlenkegel der Zugfasern, welche gegen die Chromosomen ziehen, sich wahrnehmen lässt, so dass dadurch aus der Mikrosphäre der von diesen Strahlen eingenommene Sector nicht etwa ausfällt, sondern die Mikrosphäre in der That als ein im Durchschnitt völlig kreisförmiges Gebilde sich heraushebt.

Während wir also die Unterscheidung des deutoplasmafreien von dem deutoplasmahaltigen Abschnitt des Zellleibes als besondere Sphähre für überflüssig halten, müssen wir die Abgrenzung einer „Mikrosphäre" als eines besonderen Theils des ganzen Mitoms, des „Aster", wenn sie auch nur an gewissen Stadien des Zelllebens gebunden und keineswegs constant ist, für wichtig halten, da sie auf einer besonderen Differenzirung der Strahlen im centralen Theile der Strahlung beruht, deren Bedeutung allerdings bisher wenig ersichtlich ist.

Der Begriff des Archoplasma.

Dieser Begriff wird von Boveri auf Grnnd der Bilder, die wir oben besprochen haben, in folgender Weise eingeführt (Ascaris-Arbeit p. 61).

„In meinem oben citirten Vortrag habe ich jene Substanz der Zelle, welche im Moment der Theilung die achromatische Kernspindel mit den beiden Polstrahlungen darstellt, „Protoplasma im engeren Sinne" d. h. in der Beschränkung, welche Kupffer diesem Worte gegeben hat, genannt. Allein ich habe mir nachträglich klar gemacht, dass diese Bezeichnung aus zwei Gründen eine ungeeignete ist. Einmal muss ich mich den Ausführungen Flemming's anschliessen, dass der Gebrauch des Wortes Protoplasma gegenwärtig ein so verschiedenartiger und demgemäss

dieser Begriff ein so verschwommener ist, dass sich eine Beschränkung desselben auf einen einzelnen Zellbestandtheil kaum mehr durchführen lässt und zunächst jedenfalls nur Unklarheit und Verwirrung zur Folge haben muss. Sodann — und dies ist der gewichtigere Grund — ist die Substanz, um die es sich hier handelt, mit dem Protoplasma Kupffer's nicht identisch. Denn es besteht im Ascaridenei neben und unabhängig von derselben das oben bereits erwähnte und in Fig. 10 und 11 gezeichnete Reticulum, das höchst wahrscheinlich dem in anderen Zellen erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich von jener Substanz nicht nur durch seine Thätigkeit, sondern auch durch sein Verhalten gegen Reagentien ganz scharf unterscheidet. Damit ist aber zugleich der von Flemming für Kupffer's „Protoplasma" eingeführte Name „Filarmasse" und Hansteins-Strasburger's Bezeichnung: „Hyaloplasma" ebenso, wie die Leydigsche Benennung „Spongioplasma" ausgeschlossen. Es ist möglich, dass diese vier Benennungen den Zellbestandtheil, von dem hier die Rede sein soll, mit umfassen; allein wenn dies auch der Fall sein sollte, so bezeichnen sie doch jedenfalls mehr und daneben Teile von ganz verschiedenem Werth. Es ergibt sich also das Bedürfniss nach einem neuen Namen, und so schlage ich gleich hier, um in der Folge alle Umschreibungen vermeiden zu können, den Ausdruck „Archoplasma" vor, eine Benennung, die bequem ist und zugleich durch ihre Ableitung von ἄρχον die Rolle, welche das zu beschreibende Plasma in der Zelle spielt, einigermaassen andeutet."

„Der Nachweis, dass das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandtheilen verschiedene Substanz ist, lässt sich durch eine Reaktion derselben auf Pikrin-Essigsäure führen. Wirkt diese Säuremischung in bestimmter Weise auf das Ei von Ascaris meg. ein, so verquellen alle Bestandtheile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vacoulisirten, durchsichtigen Masse, in der nur die Structur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält[1])."

Es ist sehr zu bedauern, dass Boveri so wenig Beachtung den

1) Boveri selbst hebt hervor, dass dieselbe Reaction von van Beneden durch Eisessig allein erzielt wurde. Es ist interessant, diesen Passus bei van Beneden nachzulesen und zu sehen, wie ganz verschiedene Schlussfolgerungen der belgische Forscher aus derselben Thatsache zieht: „L'acide paraît gonfler les microsomes et résoudre

Beobachtungen und Protoplasmatheorien anderer Autoren geschenkt hat. Seine thatsächlichen Befunde stimmen zum Theil mit denen van Beneden's überein und wir glauben, dass wenn Boveri das Verhältniss seines Archoplasmabegriffs zu anderen Protoplasmatheorien klargestellt hätte, es sich sicherlich herausgestellt hätte, dass sein Archoplasma sich als identisch mit den fibrilles moniliformes du treillis protoplasmique van Beneden's oder mit dem Mitom Flemmings herausgestellt hätte. Aus der von uns oben gegebenen Schilderung der mitotischen Figuren im befruchteten Ascaris-Ei geht am besten hervor, dass wir keineswegs geneigt sind, zur Erklärung der Entstehung, Entwicklung und Rückbildung der achromatischen Figuren eine besondere Substanz anzunehmen, die nicht unter die schon zur Zeit des Erscheinens der Arbeit Boveri's giltigen Begriffe untergebracht werden könnte.

Der Unterschied, der sich zwischen dem Theile des Zellleibes in der näheren Umgebung des Centralkörpers und zwischen dem peripheren, von zahlreichen Vacuolen durchsetzten Theile geltend macht, war es, der van Beneden zur Aufstellung des mehr topographischen Begriffs der Attractionssphäre geführt hat. Derselbe Umstand nun gab Boveri Veranlassung zur Aufstellung seines Archoplasmabegriffs. Die Einführung eines solchen nicht nur neuen Namens, sondern eines neuen Begriffs wäre gewiss wünschenswerth und mit Freuden zu begrüssen, falls dadurch 1) die Bezeichnung für einen wirklich

les fibrilles en granulations qui, n'étant plus reliées entre elles, ne permettent plus de reconnaître les fibrilles dont elles proviennent. Tandis que le corpuscule central des sphères attr. reste parfaitement distinct, les rayons qui en partent deviennent indistincts. À la place de la sphère attr. à structure rayonnée, se voit alors une masse uniformément granuleuse, entourant le corpuscule central. Cette masse grace à cet aspect uniformément granuleux, se détache nettement au milieu du protoplasme vitellin, qui présente un tout autre aspect. En outre, tandis que le reste du corps cellulaire se teinte à peine, la masse granuleuse qui répond à la sphère attractive prend une belle teinte vert clair." — Diese Reaction wird deswegen von van Beneden mit folgender Bemerkung eingeführt: „Les oeufs tués brusquement par l'acide acétique pur conservent fort incomplètement les détails de structure du protoplasme. Néanmoins ils se prêtent fort bien à l'étude non de la constitution, mais de l'histoire des sphères attractives." Mit diesen Bemerkungen van Beneden's können wir uns in jeder Hinsicht für einverstanden erklären.

neuen, bis dahin unbekannten Zellbestandtheil gewonnen wäre oder aber 2) wenn durch das Archoplasma von den bis dahin bekannten Zellbestandtheilen eine neue in ihnen enthaltene Substanz hervorgehoben und präcisirt wäre, falls also der Begriff ein engerer wäre, als die bis dahin vorhandenen, oder aber wenn 3) der Archoplasmabegriff zwar ein weiterer wäre, aber dazu dienen könnte, Dinge, die bis dahin als heterogen galten, bei genauerer Analyse jedoch sich als gleichwerthig, als zugehörig, identisch oder verwandt erweisen, in einen Begriff höherer Ordnung zusammenzufassen. Wenn wir nun aber den Zellabschnitt, der von dem sog. Archoplasma eingenommen wird, genauer analysiren, so ergibt die Analyse die Bestandtheile, die wir oben bereits hervorgehoben haben, und die auch van Beneden schon aufs Genaueste erkannt hat: Der Zellabschnitt setzt sich zusammen: aus Protoplasmafäden, den Mitomfäden Flemmings; in den Zwischenräumen zwischen denselben sehen wir im mikroskopischen Bilde hellere Stellen, die wir uns von der homogenen Grundsubstanz erfüllt zu denken haben, in der kleine Deutoplasmakörnchen untergebracht sind. Wir müssen also hervorheben, dass die Analyse der feinen Schnitte uns zu denselben Ergebnissen führt, die van Beneden für das Ascarisei festgestellt hat. Wenn dem aber so ist, dann fällt nicht nur die Nothwendigkeit, sondern auch die Berechtigung für die Einführung des Archoplasmabegriffs. Denn:

1) Derselbe bezeichnet keinen neuen Zellbestandtheil, die damit gemeinten Theile lassen sich sehr wohl in längst erkannte Zellbestandtheile zerlegen, für die feste Begriffe in der cytologischen Literatur bestehen.

2) Der Archoplasmabegriff führt nicht etwa durch Zerlegung eines bereits bestehenden Begriffs und demnach eines bereits erkannten Zellbestandtheils in speziellere Constituenzen zur Gewinnung eines engeren Begriffs, vielmehr lässt sich ganz im Gegentheil das sog. Archoplasma in die genaueren engeren Bestandtheile (Mitomfäden, Deutoplasmakörnchen, homogene Grundsubstanz) zerlegen.

3) Der Archoplasmabegriff fasst nicht verschiedene Theile, die als heterogen galten, aber in Wirklichkeit gleichwerthig sind, nur dass ihre Gleichwerthigkeit nicht erkannt wurde, zusammen, er ist also kein weiterer zusammenfassender Begriff — vielmehr würde er, namentlich wenn man die ganze körnige Kugel in den

Prophasen als Archoplasma bezeichnet, verschiedene ganz heterogene Zellbestandtheile umfassen, die unmöglich unter einen Begriff gebracht werden können und dürfen, denn die körnige Kugel enthält ausser dem stark mikrosomalen Mitom noch kleine Deutoplasmakörnchen.

Was aber die vermeintliche specifische Reaction des Archoplasma auf Pikrin-Essigsäure betrifft, so glauben wir, dass die Reaction völlig gleichbedeutend ist mit der Reaction auf Eisessig, die van Beneden so trefflich charakterisirt und über die wir nach seinen oben citirten Bemerkungen hier keine weiteren Worte zu verlieren brauchen. — Wir müssen die Bedenken, welche viele Autoren, darunter Bütschli, M. Heidenhain, Mitrophanow, Eismond, Reinke, Prenant, v. Erlanger u. a. gegen den Boveri'schen Archoplasmabegriff geltend gemacht haben, völlig theilen.

Wenn nun Boveri in seiner neuen Publication alle bezüglich des Archoplasmas aufgestellten Thesen aufrecht erhält und dann sagt:

„Wenn ich mit diesen meinen ersten Erfahrungen das vergleiche, was ich seither durch neue Beobachtungen an verschiedenen Objekten sowie aus der Literatur kennen gelernt habe, so kann ich nicht zweifeln, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen wesentlich andere sind, als im Ei und in den Furchungszellen von Ascaris" —

so müssen wir dem aufs Entschiedenste widersprechen. Die Verhältnisse bezüglich der Structur des Protoplasma, der Vertheilung der Strahlen lehnen sich im Ascaris-Ei und in seinen Furchungszellen ganz typisch an dasjenige an, was die neuesten und genauesten Arbeiten an anderen Objekten ans Licht gebracht haben, zumal wenn man das Verhalten der kleinen Deutoplasmakörnchen und der grossen Vacuolen der Strahlung gegenüber berücksichtigt. v. Erlanger, der ähnlich wie wir, Ascaris-Eier auf Schnitten untersucht hat, gelangt gleichfalls zu dem Schlusse: „Das sogenannte Archoplasma Boveri's oder die Attractionssphäre van Beneden's ist nichts weiter als dotterfreies wabiges Protoplasma, welches sich um den männlichen Pronucleus oder um das oder die Centrosomen ansammelt. Uebrigens lässt es sich leicht feststellen, dass diese Ansammlungen in Zusammenhang stehen mit dem übrigen, ebenfalls wabigen Protoplasma, welches zwischen den Dotterkugeln liegt."

Ja wir müssen den Umstand hier in Erinnerung rufen, dass gerade die Untersuchungen van Beneden's an ganz demselben Objekt unsere Vorstellungen von dem fibrillären Bau des Protoplasma, von dem mikrosomalen Bau der Fibrillen selbst so mächtig gefördert haben, Vorstellungen, welche durch neuere Untersuchungen an anderen Objekten gerade immer neue Stütze erhalten, und deren Richtigkeit sich immer mehr Bahn bricht. Diese Thatsache scheint uns Boveri doch zu sehr zu unterschätzen. — Boveri hebt an mancher Stelle den Unterschied zwischen seinen Beobachtungen und denen van Beneden's hervor; den Grund dieser Differenzen sieht er ganz zutreffend in einer verschiedenen Conservirung des untersuchten Objekts, schenkt aber diesem Umstande unserer Auffassung nach viel zu wenig Beachtung, sondern erklärt überzeugt von dem Vorzug seiner Bilder, dass die Präparate van Beneden's „einen ungenügenden Erhaltungszustand aufweisen", er bezeichnet sie öfters als „höchst mangelhafte Präparate". Und doch müssen wir ganz entschieden die Beschreibungen van Beneden's und demnach die Bilder, die die Unterlage dazu bildeten, für „besser" erklären als diejenigen Boveris. Das Wort „besser" möchten wir nicht missverstanden wissen. Wenn wir eine Zellenart mit verschiedenen Methoden untersuchen, so haben wir ein Kriterium für die Beurtheilung der Wirkungsweise dieser Methode natürlich nicht in dem Objekt selbst, sondern wir können den guten Erhaltungszustand nur darnach beurtheilen, ob sich die Zellstructur mehr oder minder in den Details dem nähert, was uns subtile Untersuchungen an anderen Zellenarten gezeigt haben. Dies haben die Methoden van Beneden's in viel höherem Grade geleistet, als die Boveri's, und unsererseits haben wir uns bemüht, die subtilsten Methoden, über die wir heutzutage in der mikroskopischen Technik verfügen, anzuwenden. Und wir sind zu dem Resultat gelangt, dass die nach diesen Methoden gewonnenen Bilder der mitotischen Figuren von Ascaris in allen Einzelheiten an die feinsten uns bekannten Zellstructuren anderer Zellenarten erinnern.

Wenn nun unsere Präparate[1]) den Nachweis führen, dass

1) Wir haben für Ascaris-Eier auch die Boveri'sche Pikrin-Essigsäure angewandt und müssen hervorheben, dass die Präparate weniger gute Bilder lieferten, als andere Conservirungsflüssigkeiten.

die Verhältnisse bei Ascaris nicht wesentlich anders sind, als bei anderen Eiern und Zellen, wenn sie im Gegentheil zeigen, dass sie in allem sich an andere Zellenarten anlehnen und dass wir sogar noch überdies an diesen Eiern über manches Aufschluss erhalten können, was an anderen Zellen mehr oder weniger verdeckt ist, so dürfte es uns wohl erlaubt sein, in diesem Sinne unsere Präparate als „besser" zu bezeichnen und auf Grund derselben die Beschreibungen Boveri's im Vergleich zu denen van Beneden's zu beurtheilen.

Wir haben im Vorhergehenden stets die Vorgänge im Zellleibe erst von dem Augenblick an besprochen, wo die gewöhnliche Mitose im befruchteten Ei beginnt. Die früheren Stadien haben wir deswegen nicht in den Bereich der Betrachtungen gezogen, weil sie für die Beurtheilung des Archoplasmabegriffs absolut belanglos sind. Es ist ganz gleichgiltig, ob wir da in der Zelle ein in Form eines fädigen Netzwerks vertheiltes Mitom oder das Archoplasma Boveri's annehmen. Für beides lässt sich dasselbe sagen, was Boveri (p. 65) sagt: „Schon während der Bildung des I. Richtungskörpers finden wir das Archoplasma, wenn auch weniger verdichtet und nach aussen allmählich sich verlierend, um das Spermatozoon angehäuft; noch früher dagegen lässt sich seine Existenz nicht nachweisen, womit dieselbe jedoch durchaus nicht in Abrede gestellt werden darf. Die optischen Eigenschaften dieser Substanz sind ebenso wenig charakteristisch, dass dieselbe unter den anderen Structuren der Zelle nur in dichter Häufung hervortreten kann."

Sehr interessant für die Beurtheilung der Archoplasmafrage sind die Beobachtungen, welche der eine von uns am befruchteten Ei von Physa fontinalis zu machen Gelegenheit hatte. Wie oben bereits bei Besprechung des Sphärenbegriffs hervorgehoben, besteht dort das Eigenthümliche darin, dass das Aussehen des Zellleibes während des Verlaufs des Reifungs- und Befruchtungsvorgangs sich ändert. Anfangs, bei Beginn des Reifungs- und Befruchtungsprocesses, erscheint dort der Dotter gleichmässig feinkörnig, die Mitose der Richtungskörperbildung, die

Der hauptsächlichste Unterschied im Vergleich mit anderen Präparaten beruht darin, dass die Körnelung des Zellleibes in viel stärkerem Maasse hervortritt, als sonst.

mit einer mächtigen Strahlung einhergeht, sowie die Strahlung, die dem Spermakopf vorangeht, unterscheidet sich durch nichts, wenn nicht durch ihre Klarheit und Intensität, von den Strahlungen, die bei jeder typischen Mitose in einer Gewebszelle zu sehen sind; die kleinen Dotterkörner liegen typisch interfilar.

Im weiteren Verlauf des Befruchtungsprocesses ändert sich das Aussehen des Zellleibes ganz auffallend. Es beginnt allmählich, wie oben näher beschrieben, ganz langsam die Entwicklung von grossen homogen aussehenden Vacuolen. Diese Vacuolen beginnen dort in sehr verschiedenen Stadien zu entstehen, einmal früher, ein andermal später (vergl. z. B. in der Physa-Arbeit Fig. 1—22, sowie hier Fig. 36—46); gegen Ende des Befruchtungsprocesses sieht man gewöhnlich den Zellleib von einer Masse dieser typischen Vacuolen durchsetzt. Von Anfang an verhalten sich diese Vacuolen wie etwa grosse Dotterkugeln (vergl. z. B. das Verhalten der grossen Dotterschollen für Cyclops bei Rückert, für Axolotl bei Fick, für Insekteneier bei Henking, für Triton bei Braus und Drüner); sie kommen interfilar zu liegen und zwar in die grösseren interfilaren Räume, werden also mehr nach der Peripherie verdrängt, während die nähere Umgebung der Centrosomen vollkommen von ihnen frei bleibt. Ja auch darin verhalten sich diese Vacuolen analog allen Deutoplasmabildungen, dass eine concentrische Schichtung sich nicht verkennen lässt. Dadurch, dass die kleinen Körnchen die Räume zwischen den Vacuolen erfüllen, kommt eine typische Pseudo-Wabenstructur heraus. Nur in diesen Räumen zwischen den Vacuolen, in diesen Wabenwänden, verlaufen die Protoplasmafibrillen, sie werden sogar von den grossen Vacuolen theilweise zu geschlängeltem, bogigem Verlauf gezwungen.

Wenn also die Vacuolen schon mächtig entwickelt sind, kann man einen centralen und einen peripheren Theil um jedes Centrosoma unterscheiden. Der periphere Theil wird von hellen Vacuolen erfüllt, zwischen ihnen Protoplasmafibrillen. Der vacuolenfreie Theil wäre eine typische Attractionssphäre (im Sinne van Beneden's), Archoplasmakugel (im Sinne Boveri's), in der man in unmittelbarer Umgebung des Centrosomas eine besondere „zone médullaire" unterscheiden kann. Mit einem Wort: in diesen Stadien haben wir Bilder, welche aufs Genaueste, geradezu überraschend sich an die Bilder bei Ascaris anlehnen.

Der einzige Unterschied ist bei Ascaris der, dass die Vacuolisirung des Zellleibes sich nicht erst allmählich während des Verlaufs des Befruchtungsprocesses herausbildet, sondern von vorne herein im ganzen Zellleibe besteht[1]). Die Befunde an der Physe sind aber in einer Beziehung ungemein lehrreich. Man könnte in den Anfangsstadien keinen einzigen principiellen Unterschied zwischen der wahrzunehmenden Structur des Zellleibes und derjenigen bei der Mitose in jeder beliebigen Gewebszelle feststellen — dann können wir aber stufenweise die Umänderung des Zellleibs und zugleich ihre Ursachen aufs Genaueste verfolgen. Und dabei sehen wir, dass die äusserlich so ungemein augenfällige Differenz im ganzen Baue des Zellleibes (vgl. z. B. Fig. 36—47 sowie die Figuren in der Physa-Arbeit) im Grunde genommen auf einen ganz untergeordneten Umstand, auf das charakteristische, typische Verhalten der Deutoplasmamassen zurückzuführen ist.

Wir glauben, dass wir berechtigt sind, auch bei Ascaris von diesem Standpunkte aus von einem typischen Bau des Zellleibes zu sprechen, der sich absolut durch gar nichts von jedem Zellleibe unterscheidet, vielmehr das, was bei anderen Zellenarten verdeckt oder nur angedeutet ist, hier in exquisiter, ganz charakteristischer Form zeigt.

Wenn wir uns in der Literatur umsehen, so müssen wir bemerken, dass, wenn man die verschiedenen neueren cytologischen Arbeiten liest, man sich des Eindrucks nicht erwehren

1) Bei Ascaris sowohl als auch bei der Physe (am Ende der Befruchtung) wäre also zwischen dem inneren Theile des Zellleibes und dem äusseren ein bedeutender Unterschied. Aehnliche Unterschiede haben viele Autoren auch für andere Zellen festgestellt und die beiden Schichten als Markschicht (Endoplasma) und als Rindenschicht (Exoplasma) beschrieben. Wir möchten darauf aufmerksam machen, dass mit der Statuirung der Facta selbst wenig gedient ist, wenn man nicht zugleich sofort analysirt, worauf die Unterschiede beruhen. Da für jede Zellenart die Unterschiede auf besonderen Umständen beruhen, so lässt sich eine allgemeine Charakteristik der Mark- und Rinden-Schicht (auf Grund des Lichtbrechungsvermögens, der Körnelung, der Dichtigkeit) nicht geben, zumal da in vielen Zellen ein solcher Unterschied sich überhaupt nicht statuiren lässt. Für die Mehrzahl der Fälle lässt sich aber allerdings feststellen, dass die wesentlichste Rolle bei diesem Unterschiede die peripher sich ansammelnden Deutoplasmamassen spielen.

kann, dass verschiedene Autoren unter Archoplasma recht Verschiedenes verstehen. Die meisten brauchen diesen Begriff zur Bezeichnung des „Protoplasma im engeren Sinne“, derjenigen Substanz, in der sie den Sitz der hauptsächlichsten Lebensvorgänge, den Sitz der bewegenden Kräfte während der Mitose sehen, also morphologisch genommen: die ganze Spindel sammt der Polstrahlung. Der bequeme Name, der an und für sich nichts von dem histologischen Bau präjudicirt, nur die dominirende physiologische Rolle betont, enthebt den Verfasser der Schwierigkeit, zur Frage über den histologischen Bau des Protoplasma (Mitomtheorie, Fadengerüsttheorie, Wabentheorie etc.) Stellung zu nehmen.

Ja, diese Bezeichnung wurde zum Theil sicherlich auf Theile angewandt, die gewiss mit dem Protoplasma im engeren Sinn, also dem Archoplasma im Sinne Boveri's, nichts Gemeinsames haben, so müssen wir z. B. sagen, dass die Erklärung derartiger ganz specifischer Bildungen, wie sie in der Umgebung der Centrosomen bei Geschlechtszellen, sowohl bei unreifen Eiern als auch bei Spermatogonien unter dem Namen „Nebenkern“, „Dotterkern“ beschrieben werden, auf ganz andere Weise erfolgen muss, als durch den Hinweiss, es seien dies angesammelte Archoplasmamassen. Wir glauben, dass hinter dieser Bezeichnung vorläufig das Bekenntniss verborgen ist, dass uns diese Bildungen absolut räthselhaft sind.

Direkt unvereinbar mit der Beschreibung, welche Boveri von seinem Archoplasma gegeben hat, ist die Annahme Niessing's, der auf Grund von Färbungsdifferenzen innerhalb der Sphäre sagt: „So sind wir also dahin geführt worden, in den interfilaren Räumen der Astrosphären einen besonderen Stoff anzunehmen, welcher von dem Zellprotoplasma verschieden ist und die Astrosphäre zu etwas Besonderem macht. Welcher Art dieser Stoff ist, kann man nur vermuthen. Es ist wohl möglich, dass wir in ihm das zu sehen haben, was Boveri Archoplasma genannt hat.“ Im Sinne Boveri's kann unmöglich die Interfilarmasse Archoplasma sein, denn gerade die Fäden sollen aus Archoplasma aufgebaut sein; die Zwischenmasse nennt Boveri stets homogene Grundsubstanz.

Boveri lässt sein Archoplasma in den Prophasen sowohl im befruchteten Ei als auch in den Furchungszellen in Gestalt zunächst einer, dann zweier ganz getrennten „Archoplasmakugeln" erscheinen. „Die Spindelbildung wird eingeleitet durch die strahlige Metamorphose der beiden Archoplasmakugeln. Aus der gleichmässig granulirten Masse differenziren sich körnige Radien, die zunächst mit ihren peripheren Abschnitten in homogene Fädchen übergehen. Diese Fibrillen strahlen nach allen Richtungen in die Zellsubstanz aus und gewinnen auf Kosten der centralen körnigen Theile immer mehr an Ausdehnung."

Bei diesem Sachverhalt ist es natürlich, dass Boveri eine allmähliche Verkleinerung der Archoplasmakugel annehmen muss, da dieselbe zum Aufbau der ganzen Spindel und der Polstrahlung verwendet werden soll. Und in der That sagt er: „Weiterhin ist die von den radialen Fädchen umgebene Körnchenkugel kleiner, als die ursprüngliche Archoplasmamasse und der Umfang tritt gegen jenen um so mehr zurück, je stärker das fädige Radiensystem entwickelt und je weiter dasselbe in der Zelle ausgebreitet ist."

Nach Abschluss der Karyokinese lässt er dann das Archoplasma in jeder Tochterzelle sich wiederum um das Centrosom zu einer dichten körnigen Kugel contrahiren, die dann bei der nächsten Mitose wiederum denselben Veränderungs-Cyclus durchmacht, wie vorhin.

Demgegenüber müssen wir nun auf Grund unserer Beobachtungen an Ascaris eine solche Verkleinerung der Archoplasmakugel im Verlauf der Mitose entschieden in Abrede stellen. Ein Blick auf unsere Abbildungen (Fig. 1—36) illustrirt am besten das Verhalten des centralen Theils des Protoplasma. Und selbst, wenn eine gewisse Verkleinerung Thatsache wäre, wären die peripheren Theile der Archoplasmakugel ausser Stande, das Material für die colossale Menge von Strahlen (Spindel, Polstrahlung), die in den späteren Stadien der Mitose zu sehen sind, zu liefern.

Ja, bei den meisten Zellen ist das Verhalten geradezu ein umgekehrtes (z. B. auch bei Physa fontinalis). Darauf haben bereits andere Autoren aufmerksam gemacht und nach Beobachtungen an Ascaris, sodann vor allem an Physa fontinalis und anderen Objekten müssen wir Ziegler völlig zustimmen, wenn er sagt:

„Wenn die Zelle sich zur Theilung vorbereitet, so wachsen die Attractionssphären, und gleichzeitig breitet sich die Strahlung weiter aus; wenn die Theilung beendet ist, werden die Attractionssphären kleiner und gleichzeitig geht die Strahlung zurück[1]).“

„Demnach verhalten sich die Attractionssphären durchaus anders, als es Boveri für seine Archoplasmakugeln angegeben hat.“

Dieselbe Beobachtung hat Ziegler auch an den Furchungszellen des Seeigels gemacht. Diese Thatsache können wir völlig bestätigen.

Wir können mit einem Wort unmöglich die während der Mitose sichtbaren Strahlungen und ihre Fibrillen als vergängliche Structuren auffassen, welche während der Theilung neu entstehen und nach der Mitose wieder völlig verschwinden sollen.

Wir glauben, dass es viel leichter ist, sich vorzustellen, dass die bei der Mitose auftretenden Spindelfiguren sammt der Protoplasmastrahlung aus dem in der Zelle von vorne herein bestehenden und um das Centrosoma gruppirten Protoplasmagerüst durch Anspannung entstehen, als diese Theile aus einer körnigen Masse unter Einfluss einer absolut unbekannten Kraft erst hervorsprossen zu lassen[2]). Für die Kerne nimmt man ja die ständige Einhaltung einer regelmässigen Gruppirung der chromatischen Elemente, die sich aus dem Tochterknäuelstadium herausgebildet hat und dann mit absoluter Deutlichkeit im Knäuelstadium der künftigen Mitose wiederkehrt, als selbstverständlich an, obwohl doch gewiss bei einigen Kernen im sog. Ruhestadium, nament-

---

1) Aus Gründen dagegen, die sich aus unserer Auffassung der Bedeutung der Centrosomen von selbst ergiebt, können wir natürlich Ziegler nicht zustimmen, wenn er sagt: „Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass das Wachsthum der Attractionssphäre und die Entwickelung der Strahlung dieselbe Ursache haben, und dass diese Ursache ein am Centrosoma sich abspielender Process ist.“

2) Bezüglich der ganzen Strahlenfigur möchten wir das bemerken, was Flemming für die Zugfasern sagt: „Von Boveri weiche ich darin ab, dass ich mir die Bildung der Spindelstrahlen nicht so vorstelle, als ob sie gleich Rhizopodenstrahlen von den Centralkörpern ausgesendet würden, sondern so, dass sie aus den vorhandenen Structuren des Kerns und der Kernmembran durch Attraction von den Centralkörpern und durch eigene Contraction geprägt werden.“

lich auf Schnitten beinahe nichts von der polaren Anordnung der Chromosomen zu sehen ist. Wir glauben, dass die Annahme einer feinen Verbindung zwischen den Körnchen eines feinkörnigen Protoplasma viel weniger Schwierigkeit bereitet, zumal da in den meisten Zellen dieses Fadengerüst mit der grössten Deutlichkeit wahrzunehmen ist.

Boveri sagt: „Es wäre möglich, dass schon in der ruhenden Archoplasmakugel die benachbarten Mikrosomen durch Fibrillen mit einander verbunden sind und so nur die verdickten Knotenpunkte eines feinen Balkenwerks darstellen, welche Structur van Beneden dem ganzen „Protoplasma“ zuschreibt und welche er in der mit Neyt gemeinsamen Arbeit auch für die „sphère attr.“ anzunehmen scheint. Nachweisbar ist jedoch ein solcher Zusammenhang an meinen Präparaten nicht, und ich glaube, dass die Entscheidung dieser Frage mit den gegenwärtigen optischen Hülfsmitteln überhaupt kaum möglich sein dürfte.“

Wir müssen nun hervorheben, dass wegen der engen Aneinanderlagerung der grossen Mikrosomen die kleinen Verbindungsfäden, die nach Ablauf der Mitose noch feiner und dünner geworden sind, sich schwer nachweisen lassen, aber an dünnen Schnitten kann man sich bestimmt von ihrer Existenz überzeugen. Und van Beneden hat gewiss Recht: „il est impossible de se rendre compte, sans cette hypothèse, des différences que l'on constate dans l'aspect du protoplasme tantôt finement ponctué tantôt pourvu de microsomes relativement très gros.“ Es wäre sonst absolut undenkbar, unter dem Einfluss was für welcher Kräfte „die einzelnen Körner, die sich bisher in keiner besonderen Weise gruppiren liessen, nun eine deutlich radiäre Anordnung um ihr Centrosom gewinnen“ und wie dann aus ihnen durch Verwachsung Strahlen entstehen sollen. Zumal da doch die Verbindung zwischen den Mikrosomen bei anderen Zellen sich noch viel deutlicher als bei Ascaris wahrnehmen lässt.

Diese dauernde Centrirung des ganzen Cytomitoms, überhaupt aller geformten Zellbestandtheile ist mit dem grössten Nachdruck von van Beneden, Flemming, Rabl betont worden, und zwar sowohl für die Zeit der Zellenruhe, als auch für die Zeit der Zelltheilung; diese Anschauungen bieten die Grundlage der meisten Arbeiten über die Mitose. Durch die

Untersuchungen M. Heidenhain's an Leukocyten ist es über allen Zweifel sicher gestellt worden, dass in dieser Centrirung des Cytomitoms nichts für die Zelltheilung Specifisches, sondern ein allgemeines Princip der Zellstructur erblickt werden muss. Eine ebenso bedeutende Stütze für diese Lehre bieten die neueren Arbeiten über die Structur der Ganglienzellen und wir können völlig die Bemerkung Bühler's unterschreiben, welche er den Autoren gegenüber, welche die Persistenz der organischen Radien während der Zellenruhe in Abrede stellen und eine jeweilige Neubildung derselben bei der Zelltheilung vom dynamischen Centrum aus annehmen, macht: „Damit, dass ich dies Radiensystem in voller Ausdehnung in Ganglienzellen auffand, also an Zellen, die doch nach allgemeiner Anschauung die conservativsten des Körpers sind, Zellen, die in reifem Zustande Theilungen nicht mehr eingehen, glaube ich den Beweis erbracht zu haben, dass nicht nur das dynamische Centrum der Zelltheilung in Gestalt der Centralkörper, sondern das gesammte System der organischen Radien einschliesslich der Attractionssphäre dauernd in ruhenden Zellen sich erhält". Die Bilder zwingen uns geradezu zu der Annahme, dass die nachträglich bei der Mitose mit so ungeheurer Deutlichkeit auftretenden Strahlen von vorne herein in der ruhenden Zelle da sind, wenn auch in weniger morphologisch wahrnehmbarem Zustande, weil sie auch physiologisch noch nicht thätig sind. Je mehr aber die Fäden in Thätigkeit sind, desto mehr werden sie angespannt und einzeln wahrnehmbar.

Dass dies nicht etwa eine Hypothese, sondern eine Thatsache ist, beweisen uns am besten die Verhältnisse, die der eine von uns bei der Physa genau verfolgt und daselbst sowohl als auch hier oben bereits näher besprochen hat. Die mächtige Spermastrahlung ist im befruchteten Ei der Physa solange zu sehen, bis sie sowohl als auch die beiden Geschlechtskerne ihre definitive Lage eingenommen haben, sie durchsetzt in starken Zügen den ganzen Zellleib (vergl. die Figuren der Physa-Arbeit sowie hier Fig. 41—45). Nun folgt ein Stadium (vergl. oben), wo die Kerne ein längeres Vorbereitungsstadium durchmachen. Man sieht nun während der Zeit die Strahlung bis auf einen ganz geringen, minimalen Ueberrest schwinden (vergl. Fig. 46). Solange also die Bewegung der Strahlensysteme mit ihren Centrosomen dauert, sehen wir die Strahlen, die in Thätigkeit (in physiologischer

Erregung) sind, sehr stark angespannt. Doch als sie einmal ihren Zweck erfüllt haben, hört ihre Thätigkeit auf eine Zeit lang auf, denn die Umänderung der Kerne geht unabhängig davon einher. Erst wenn die Kerne das Vorbereitungsstadium durchgemacht haben, fällt den Protoplasmastrahlen wieder eine thätige Rolle zu, und da wird die Strahlung von neuem sehr mächtig und stark. Während der ganzen Zeit also, wo die Thätigkeit der protoplasmatischen Strahlen nicht in Anspruch genommen wird, wo sie keine Aufgabe zu erfüllen haben, geht mit ihnen dieselbe Veränderung vor, die nach jeder Mitose an jeder Zelle, wenn sie ins Ruhestadium übergeht, in dem protoplasmatischen Fadengerüst wahrzunehmen ist: die Strahlung wird undeutlich, geht in eine netzförmige Anordnung über, oder sie verliert sich in einer „entsprechenden molecularen Gruppirung", die dann im gegebenen Augenblick durch eine der physiologischen Erregung entsprechende histologische Differenzirung wieder in Strahlenform sichtbar wird. In Anbetracht des ganzen weiteren Verlaufs des Processes können und müssen wir annehmen, dass das ganze Strahlensystem (Centralspindel und das Centrosoma, Polstrahlung und die nach den Kernen gerichteten Strahlenkegel) auch hier (Fig. 46), wenn gleich in modificirter Form, vorhanden sind.

Zum Schluss möchten wir unsere Auffassung über den Bau des Zellleibes, wie er sich unseren Beobachtungen zufolge im befruchteten Ei und in den Furchungszellen von Ascaris megalocephala darstellt [1]), wiedergeben:

---

1) Van Beneden sagt p. 572: J'ai distingué dans le corps cellulaire de l'oeuf 1⁰ un réseau, auquel se rattache une couche limitante externe et 2⁰ des éléments remplissant, soit les mailles du réseau soit, ce qui revient probablement au même, de petites lacunes creusées dans la substance réticulée ou dans celle qui constitue la couche limitante. Ces éléments, qui n'ont qu'une existence éphémère sont les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes et les corpuscules réfringents. Le réseau, je l'ai appelé le reticulum protoplasmique; il est formé par une substance à laquelle je crois devoir réserver le nom de protoplasme. Les éléments figurés qui remplissent les vacuoles creusées dans ce protoplasme forment ensemble le „deutoplasme".

Im ganzen Zellleibe ist ein feines Gerüst protoplasmatischer Fäden ausgebreitet (treillis protoplasmique), welches in einer die Zelloberfläche abschliessenden Grenzschicht seinen Abschluss findet. Gerade für Ascaris lässt sich die Thatsache, dass die Strahlen in der Grenzschicht erst aufhören, mit absoluter Sicherheit feststellen. Boveri hat die Strahlen während der Mitose gleichfalls bis an die Oberfläche verfolgt. Die während der Mitose auftretenden Protoplasmafäden (Fibrillen) entstehen durch Verdeutlichung, histologische Differenzirung aus dem Fadengerüst. Ob die Fäden wirklich netzförmig zusammenhängen, wie van Beneden annimmt, lässt sich selbst an dünnen Schnitten nicht mit voller Sicherheit entscheiden, wenn auch die Bilder dafür sprechen. Die um die Centrosomen gruppirten Protoplasmafibrillen haben einen exquisit mikrosomalen Bau[1]). Die Mikrosomen, die durch Bindeglieder verbunden sind, liegen in allen Fibrillen, insofern nicht bestimmte Gruppen derselben in höherem Grade in physiologischer Erregung, im Contractionszustande sind, in gleichen Abständen vom Centrosoma. Daraus resultirt die Abgrenzung eines Gebiets um das Centrosoma herum, sowie eventuell mehrere concentrische Kreise, also abgesehen von der durch das van Beneden'sche Körnerstratum abgegrenzten „Mikrosphäre" (Sphäre im Sinne M. Heidenhain's) noch das „Phänomen der concentrischen Kreisfiguren". In diese mikrosomal gebauten Fibrillen, die zusammen also dem Mitom, der Filarmasse, Spongioplasma, Reticulum d. Aut. entspricht, hat van Beneden mit aller Bestimmtheit den Sitz der contractilen Kräfte des Protoplasma, also der bei der Mitose wirksamen Zugkräfte verlegt. Die aus dem Protoplasmanetz durch Anspannung hervorgehenden Strahlen hat er uns als contractionsfähige und ausdehnungsfähige Fäden auffassen gelehrt (les fibrilles du treillis protoplasmique sont les agents de la contractilité du protoplasme).

Dans mon opinion les éléments deutoplasmiques constituent des produits de l'activité formative de l'ovule primordial; ils se forment secondairement dans le protoplasme qui, au début, constitue à lui seul le corps cellulaire.

1) „Fibrilles moniliformes des asters et du fuseau achromatique", „les microsomes sont reliés entre eux par des fibrilles d'une extrême ténuité".

Man kann die Protoplasmafäden direkt, wie dies van Beneden, Heidenhain u. v. a. thun, mit den Muskelfibrillen vergleichen (Muskelfadentheorie, Ziegler, théorie des fibrilles musculaires, van Bambeke).

Wir glauben, dass unsere an dünnen Schnitten gewonnenen Erfahrungen völlig die von van Beneden an demselben in toto studirten Objekte gewonnenen Vorstellungen bestätigen, nämlich (p. 576): „l'identité essentielle des fibrilles moniliformes et des fibrilles homogènes du protoplasme. Dans mon opinion toute fibrille apparaissant au microscope comme une simple ligne dépourvue de toute varicosité s'est formée aux dépens d'une fibrille moniliforme formée de microsomes rattachés les uns aux autres par des segments des fibrilles unissantes. On trouve toutes les transitions possibles entre les unes et les autres; tout aster jeune est formé de fibrilles moniliformes; plus tard seulement la substance des microsomes paraît se répandre uniformément le long du filament qui devient alors homogène."

Auch Boveri sieht im Verlauf der Mitose die fädigen Radien „von Strecke zu Strecke deutlich zu Körnchen angeschwollen". „Diese Umwandlung rosenkranzartiger Fäden in homogene dadurch, dass die Anschwellungen sich gleichmässig über die Länge der Fäden ausbreiten", nimmt Boveri gleichfalls im Anschluss an van Beneden an. Für den Zustand der Ruhe nimmt jedoch Boveri, wie oben hervorgehoben, diesen Zusammenhang der benachbarten Mikrosomen durch die Längsfädchen nicht an.

Sowohl van Beneden als auch Boveri lassen die Protoplasmafibrillen der Polstrahlung sich unter sehr spitzem Winkel in zwei Aeste spalten, so dass dadurch die Zahl der Strahlen in der Zellperipherie weit bedeutender ist, als gegen das Centrosoma hin. Diese Thatsache wird auf Schnitten völlig bestätigt; Boveri müssen wir darin zustimmen, dass diese Spaltung der Radien nicht auf zwei bestimmte Kreise, wie van Beneden und Neyt es angeben (nämlich die Grenze der zone médullaire und die Grenze der zone corticale der sphère attractive), beschränkt ist, sondern an ganz beliebigen Stellen erfolgen kann.

„Les mailles du treillis sont occupées par une substance hyaline pour laquelle j'adopte le nom de substance interfibrillaire."

Diese homogene nicht weiter structurirte Masse hat die verschiedensten Bezeichnungen (Paramitom, Interfilarmasse, Hyaloplasma, Paraplasma, Enchylema), wir wollen einfach die Bezeichnung „homogene Grundsubstanz[1]) beibehalten, die auch Boveri in seiner Schrift anwendet. — Diese Interfilarmasse für die eigentlich lebende Substanz zu halten und vor allem in sie die Contractilität zu verlegen, wie einige Autoren dies für andere Zellen thun, halten wir für unmöglich — diese Hypothese ist angesichts der bei der Mitose direkt wahrnehmbaren Bilder unhaltbar. Dass die Interfilarmasse eine hohe Bedeutung hat, ist unzweifelhaft, aber wir würden ihre Bedeutung vor allem in trophischen Vorgängen suchen — der Name Trophoplasma würde nach der physiologischen Bedeutung sicherlich auf dieselbe passen, im Gegensatz zu dem Kinoplasma=Mitom. Wir glauben das Mitom und die homogene Grundsubstanz als das „Protoplasma“ zusammenfassen zu müssen — wir gebrauchen diesen Ausdruck in dem Sinne, wie es Waldeyer neulich vorschlägt, lediglich substantiell, materiell. Wir bezweifeln, ob es noch möglich sein wird, wie es van Bambeke vorschlägt, das Wort Protoplasma in dem ursprünglichen Sinne anzuwenden „de donner le nom de protoplasma, non seulement au contenu, mais à l'ensemble des parties vivantes de la cellule“ — wobei dann gleich Strasburger und Delage, van Bambeke vorschlägt: „On donne le nom de cytoplasma au protoplasma du corps cellulaire pour le distinguer de celui du noyau qui devient nucleoplasma.“ Diese nach van Bambeke geschichtlich einzig richtige Bezeichnung wird kaum durchführbar angesichts der Thatsache, dass „presque tous les histologistes désignent par l'expression protoplasma, simplement le corps ou contenu cellulaire“.

Alle anderen im Zellleibe sichtbaren Theile liegen interfilar und sind als Deutoplasmamassen aufzufassen, also die grossen hellen Vacuolen und die kleinen Dotterkörnchen. „Les sphères hyalines, les gouttelettes homogènes, les corpuscules réfringents du vitellus sont d'origine interfibrillaire et occupent les mailles

1) Der Name „Cytolinin, den Waldeyer vorschlägt, scheint uns für diese Substanz, die wir im ganzen Zellleibe gleichmässig vertheilt annehmen müssen, wenig passend; Waldeyer's Bedenken gegen diese Bezeichnung theilen wir vollständig.

du treillis protoplasmique énormément etendues.“ — Die hellen Vacuolen (sphères hyalines van Beneden's) würden wir für Differenzirungsprodukte der homogenen Grundsubstanz auffassen. Dass die dieselben erfüllende, höchstwahrscheinlich zähflüssige Masse mit der homogenen Grundsubstanz nicht identisch ist, ergiebt sich aus ihrem Verhalten während der Mitose, während der sie stets ihre Selbstständigkeit gegenüber anderen Zellbestandtheilen beibehält. Durch das Auftreten der hellen Vacuolen gewinnt die Zelle ein wabiges Aussehen; unserer Ansicht nach ist dies nur eine secundäre Erscheinung. Die Wände der „Pseudo-Waben“ werden von der homogenen Grundsubstanz gebildet, in der die Mitomfäden verlaufen; in ihr sind ausserdem kleine Granula eingelagert, so dass noch ein zweites System von kleineren Pseudo-Waben entsteht. Das ferner in diesen Pseudo-Waben selbständige Fibrillen verlaufen, ist an Schnitten mit aller Sicherheit festzustellen. Wir glauben, dass eine eingehende Untersuchung dieses Objekts gerade dazu führen wird, was Flemming als Postulat hinstellt, wenn eine Verständigung zwischen der Fadengerüsttheorie und der Schaumstructurtheorie erreicht werden soll: „Es müsste also wohl noch das Zugeständniss hinzukommen, dass, eine allgemeine Geltung des Wabenbaues vorausgesetzt, innerhalb der Wände dieses Fachwerkes noch besonders differenzirte Fasergebilde vorliegen können, und zwar nicht bloss in Ausnahmefällen, sondern bei Thierzellen wenigstens, als ganz regelmässige Structuren; dann wäre der Gegensatz so ziemlich ausgeglichen.“

Ausserdem scheinen uns nun gerade die Untersuchungen der befruchteten Eier und der Furchungszellen von Ascaris geeignet, dazu zu führen, anstatt der Wabenstructur die in neuerer Zeit von Reinke, Waldeyer u. a. postulirte Pseudowabenstructur festzustellen. Das Verhalten der Deutoplasmamassen während des Ablaufs der Mitose, namentlich die verschiedenen Verschiebungen, welche sie erfahren, sprechen bei diesem Objekt gegen die Annahme von wirklichen Waben; — wenn die Deutoplasmamassen in wirklich geschlossenen Waben lägen, könnten sie diese Umlagerungen nicht erfahren.

Schliesslich sei noch ausdrücklich hervorgehoben, dass man bei Anwendung verschiedener Fixirungsmittel auch sehr verschiedene Bilder der Zellstructuren erhält, so dass man erst ver-

schiedene Präparate mit einander vergleichen muss, um eine richtige Vorstellung von denselben zu erhalten. Wir können Boveri völlig zustimmen, wenn er sagt: „Was vor allem eine richtige Vorstellung erschwert, das sind die ausserordentlich wechselnden Bilder, die man mit verschiedenen Reagentien, ja mit einem und demselben Reagens erhält."

Diese Unterschiede fallen sowohl an Schnittpräparaten als auch, und zwar in viel höherem Grade, an Eiern in toto sofort auf, vergl. die Bilder von Eiern in toto der Fig. 26—31 mit denen der Fig. 32—35.

Aber gerade ein Vergleich der verschiedensten Bilder hat uns dazu geführt, für das Protoplasma die Fadengerüsttheorie anzunehmen, die ja gerade für dieses Objekt aufs Nachdrücklichste von van Beneden behauptet wurde. Untersuchungen über den Bau des Protoplasma bei Leukocyten der verschiedensten Thiere, an befruchteten Seeigeleiern und ihren Furchungszellen, ebenso an befruchteten Eiern von Physa fontinalis und ihren Furchungszellen führen uns nothwendiger Weise zu denselben Anschauungen über den Bau des Protoplasma, die von Flemming, van Beneden begründet, von einer ganzen Anzahl von Autoren vertreten werden, um nur die neuesten zu nennen: Carnoy, Ballowitz, van Bambeke, van der Stricht, M. Heidenhain, Meves, Niessing, Drüner, Reinke.

Die van Beneden'schen „cônes antipodes" und „anneaux subéquatoriaux".

Van Beneden hat, wie oben bereits hervorgehoben, auf Grund seiner Untersuchungen an Ascaris megalocephala den Satz ausgesprochen, den sämmtliche neuere Arbeiten über den Mechanismus der Mitose bestätigen und im Einzelnen näher ausbauen.

„Dans notre opinion tous les mouvements internes qui accompagnent la division cellulaire ont leur cause immédiate dans la contractilité des fibrilles du protoplasme cellulaire et dans leur arrangement en une sorte de système musculaire radiaire, composé de groupes antagonistes, le corpuscule central joue dans le système le rôle d'un organe d'insertion." — Die Arbeit van Beneden's hat das grosse Verdienst, uns die ganze achromatische Strahlenfigur als den mechanischen Apparat, der die

Entfernung der Tochterchromosomen und auch die Zweitheilung des Zellleibes bewerkstelligt, zu beurtheilen gelehrt zu haben.

Unter diesen Strahlen unterscheidet er als „cônes principaux“ die beiden Strahlenkegel, welche die Chromosomen mit den Polkörperchen verbinden und schreibt ihrer Contraction eine grosse Bedeutung für die Bewegung der Chromosomenhälften gegen die Pole selbst zu [1]).

In der Polstrahlung unterscheidet er einen besonderen Abschnitt, der den „cônes principaux“ in seiner Lage gerade entgegengesetzt ist: „de même il existe des cônes antipodes dont les centres répondent aux corpuscules centraux, tandis que leurs bases sont dirigées vers les pôles de la cellule en voie de division. Les fibrilles qui constituent autant de génératrices de ces surfaces coniques sont plus épaisses que celles qui sont plus voisines de l'axe de la figure et aussi que celles qui sont situées à la surface de la cellule suivant une circonférence concentrique au pôle, et l'on distingue, suivant cette circonférence, un faible sillon que l'un de nous a figuré, sans en connaître la signification. Nous signerons sous le nom de cercle polaire la portion légèrement saillante de la surface de la cellule délimitée par cette circonférence. Ces cercles super-

1) Boveri meint: „Die Behauptung nun, dass die Trennung der Tochterplatten durch die Contraction der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Theile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im Wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen.“ Er sieht also „den wesentlichen Faktor bei der Trennung und Entfernung der Tochterplatten in der Verkürzung der Polkegel“, während die Spindelfasern „fast nur als Verbindungsglieder eine Rolle spielen“. Unseren Präparaten zufolge sind beide Strahlengruppen hierbei thätig betheiligt, von denen einmal die eine, ein andermal die andere mehr activ hervortritt. Diese individuell schwankende Betheiligung ist von anderweitigen Veränderungen in dem übrigen Theil der Polstrahlung abhängig, auf die wir hier nicht näher eingehen können und deren Besprechung sich der eine von uns vorbehält. Unseren Präparaten zufolge haben den „hauptsächlichen“ Antheil an dem Auseinanderweichen der Chromosomen für gewöhnlich die Zugfasern, nur wenn — was sehr häufig vorkommt — die cônes antipodes sich früh zu contrahiren beginnen und dadurch die Pole selbst sich entfernen, wird eine bedeutendere Verkürzung der Zugfasern überflüssig und unterbleibt deswegen.

ficiels se voient très distinctement, si l'on suit au microscope les phases successives de la segmentation, dans un oeuf vivant. Ils se conservent même parfois dans les oeufs fixés par les réactifs." Die hohe physiologische Bedeutung dieser „cônes antipodes" während der Mitose, in deren Contraction die unmittelbare Ursache für manche während der Mitose auftretenden Bewegungen, namentlich für die Entfernung der Spindelpole und somit für die Verlängerung der Spindelachse zu suchen ist, ist von vielen Autoren auf Grund von Untersuchungen auch an anderen Objekten vollauf gewürdigt und hervorgehoben worden. Nur ist eine scharfe Abgrenzung derselben gegen die übrige Polstrahlung nicht beobachtet worden. Auch für Ascaris megalocephala konnte Boveri die durch Contraction der cônes antipodes hervorgerufene Einsenkung der Zelloberfläche nicht bestätigen. Auch unsere Präparate weisen von einer solchen Einsenkung keine Spur auf, vielmehr ist in den Stadien, wo durch Contraction der Polkegel die Pole der Zelloberfläche bedeutend genähert worden sind, der Uebergang zwischen den kürzeren in der Richtung der Zellachse contrahirten Polradien und den längeren seitwärts gehenden Polradien ein ganz allmählicher (vergl. die Figuren). Ja, dieser plötzliche Unterschied im Contractionszustande der ursprünglich gleich langen organischen Radien der Zelle scheint uns sogar wenig wahrscheinlich.

Unsere Präparate haben uns auch erlaubt, über die Ursachen, welche die van Beneden'schen anneaux subéquatoriaux[1]) hervorrufen, Aufschluss zu erzielen. An Eiern in toto, und zwar nur an diesen, sind dieselben in der That zu sehen, die beiden Theile der Tochterzellen, die einander zugekehrt

---

1) „Les radiations des asters dirigées vers le plan équatorial n'atteignent pas toutes l'équateur: elles s'arrêtent suivant deux lignes divergentes à partir des extrémités de la plaque équatoriale de la figure dicentrique. Ces lignes divergentes marquent les limites des asters. Elles aboutissent à la surface de l'oeuf suivant deux lignes circulaires parallèles aux cercles polaires, plus rapprochées l'une de l'autre d'une côté de la cellule que de l'autre. Elles délimitent un anneau superficiel. — Diese Ringe nennt van Beneden eben anneaux subéquatoriaux: „Suivant l'équateur de l'oeuf règne un bourrelet équatorial, plus large d'un côté, plus étroit de l'autre. Il est limité par deux cercles subéquatoriaux, concentriques aux cercles polaires."

sind, haben in der That ein anderes Aussehen als der obere Theil der Zelle, der das Centrosoma sammt seiner protoplasmatischen Umgebung birgt (vergl. Fig. 31, 34, 35). Er ist an gefärbten Präparaten viel heller, weniger körnig und weniger von Strahlen durchsetzt, ja an Bildern in toto sind die Strahlen nur spurweise in diesen Ringen bis gegen den Aequator zu verfolgen. Uebrigens können die Bilder in einem und demselben Stadium sehr abweichen, was mit der Fixirungsmethode zusammenhängt. An Präparaten, wo die Strahlung schön sichtbar ist, ist die Abgrenzung der annaux subéquatoriaux sehr undeutlich (Fig. 34, 35), während sie ein andermal sehr scharf hervortritt (Fig. 31).

Eine Einschnürung an der Zelloberfläche, die der Grenze der anneaux subéquatoriaux entspräche, sehen wir nicht. Und wir glauben auch, dass in der Zellstructur des Zellleibes in diesen Phasen keine Vorbedingung für die Nothwendigkeit der Entstehung einer solchen rings herum verlaufenden Furche vorliegt. An gefärbten und dünnen Schnitten lässt sich nämlich feststellen, dass der ganze Unterschied zwischen dem oberen und dem aequatorialen Theile der Zelle wiederum nur durch das Verhalten der grossen Deutoplasmamassen hervorgerufen wird, dadurch nämlich, dass die Vacuolen stets in die grösseren interfilaren Räume, also möglichst weit von dem Centralkörper, als Mittelpunkt, verdrängt werden, während um den Centralkörper sich immer dichter die protoplasmatischen Strahlen gruppiren und nur höchstens für kleinere Körnchen Raum lassen. Aber auch in diesen Theilen kann man stets, wie Schnittpräparate lehren, in den die Vacuolen abgrenzenden Wänden aufs Deutlichste die Protoplasmafibrillen bis zu der Grenzschicht des Protoplasma verfolgen; bei Totalbildern tritt dies natürlich weniger hervor, oder braucht selbst gar nicht sichtbar zu sein. — Mit einem Wort, wir halten die anneaux subéquatoriaux für Bilder, die überhaupt nur bei Eiern in toto, und zwar nur bei solchen, wo ein so auffallender Unterschied zwischen dem peripheren, mit Deutoplasmamassen erfüllten und dem centralen, vorwiegend rein protoplasmatischen Theil des Zellleibes besteht, wahrgenommen werden können. Wir können ihnen daher keine irgendwie grössere Bedeutung für die Mechanik der Zelltheilung zuschreiben und müssen überhaupt die Möglichkeit ihres allgemeinen Vor-

handenseins ausschliessen, denn es ist natürlich, dass an Zellen, in denen keine grossen Deutoplasmaelemente vorhanden sind, also an der Mehrzahl der Zellen dieser Unterschied sich nicht markirt, während an vielen, reich mit deutoplasmatischen Massen beladenen Zellen sich eine solche Abgrenzung des aequatorialen Gebiets recht wohl feststellen lässt.

Wir müssen uns deswegen dagegen aussprechen, die anneaux subéquatoriaux als eine die späteren Stadien der Mitose überhaupt charakterisirende Bildung zu betrachten.

Ueber den Begriff des Centralkörpers[1]).

Die Entdeckung der Centralkörper stammt aus dem Jahre 1876, sie rührt von van Beneden her, der sie zunächst bei Eiern der Dicyemiden entdeckt hat (pag. 49): „il apparaît aux deux pôles du noyau un corpuscule réfringent (corpuscule polaire), autour duquel s'accumulent des granulations très fines.“

Nachdem diese „Polkörperchen“ an anderen Zellen sowohl von van Beneden selbst als auch von anderen Autoren gefunden wurden, hat sie dann van Beneden auch bei Ascaris beschrieben (1883): „Au centre de chacune des sphères se voit un globule ou une groupe de globules différenciés auxquels je conserve le nom de „corpuscules polaires“. De chaque corpuscule central partent radiairement dans toutes les directions, des lignes très fines qui paraissent rattacher au corpuscule polaire les grains achromatiques du contour de la sphère attractive.“

Dieselbe Angabe wiederholt sich 1887 in der Arbeit von van Beneden und Neyt: „Il est facile de voir aussi qu'un corpuscule teinté en vert clair siège à chacune des extrémités du fuseau; c'est le corpuscule polaire que l'un de nous a le premier signalé dans les cellules en voie de division mitosique (Dicyemides). Ce corpuscule est formé ici par un amas des granulations.“

Wenn wir nun mit diesen Angaben unsere mit Eisen-Hämatoxylin gewonnenen Bilder vergleichen, so können wir nur bestätigen, dass in allen Stadien der Mitose ein deutliches, inten-

1) Wir gedenken hier keineswegs eine Monographie dieses Gegenstandes zu bieten, deswegen besprechen wir nicht alle die Punkte, welche in der erschöpfenden und anregenden Schrift Prenant's enthalten sind.

siv schwarzes Körperchen zu sehen ist. Dass dieses Körperchen noch aus „un amas de granulations“ bestände, dafür liefern unsere Präparate keine Stütze. Es könnte vermuthet werden, dass vielleicht die intensiv schwarze Färbung der Centrosomen vermittelst des Eisen-Hämatoxylins eine genauere (hier körnige) Structur des Centrosoma verdeckt und dieselbe nicht mehr erkennen lässt. Indessen halten wir diese Möglichkeit der körnigen Structur der Centrosomen in diesem Falle für ausgeschlossen und zwar sowohl in Anbetracht der regelmässigen runden Form, welche die Centrosomen an gut differenzirten Präparaten stets aufweisen, als auch in Anbetracht der Formänderung der Centrosomen in gewissen Stadien der Mitose, auf die wir bereits aufmerksam gemacht haben und die wir unten noch genauer besprechen werden — während dieser Stadien erscheinen nämlich die Centrosomen im mikroskopischen Bilde als äusserst feine, in der ganzen Länge gleichmässig dicke Striche, in Wirklichkeit also wohl als gleichmässig platte Scheiben.

Was die Veranlassung gegeben hat zu der Angabe van Beneden's, lässt sich nicht mit voller Sicherheit feststellen, aber wir möchten darauf hinweisen, dass van Beneden's Angaben auf Grund von Beobachtungen an Eiern, die in toto untersucht wurden, gemacht wurden. Da dürfte denn doch die Entscheidung von Thatsachen, die zu den subtilsten Problemen der mikroskopischen Forschung gehören, auf Grund dieser Präparate schwer sein, zumal da, wie wir weiter unten genauer ausführen, die von van Beneden angewandte Färbung mit Anilinfarbstoffen keine für die Centrosomen specifische ist, wodurch andere im Protoplasma liegende Körnchen sowie die verkürzt gesehenen Strahlen eine körnige Beschaffenheit des Centralkörpers vortäuschen können.

Wir möchten uns nicht damit einverstanden erklären, wie es Heidenhain thut, die Angabe: „Ce corpuscule est formé ici par un amas de granulations“ als den van Beneden'schen Centralkörperbegriff hinzustellen. Denn van Beneden hat ja anfänglich 1876 bei Dicyemiden nur „un petit corpuscule au centre de chaque étoile“ beschrieben. Nachdem er das gleiche für Ascaris festgestellt hat, sagt er: „Ce corpuscule est formé ici (!!) par un amas de granulations.“ „Jedenfalls liegt hier unserer Ansicht nach der Nachdruck auf dem Wort „ici“.

Diese Angabe darf also jedenfalls nicht verallgemeinert werden, desto weniger, als sie genaueren Untersuchungen zufolge auch für das eine Objekt (Ascaris) keine Geltung hat. Und wenn wir die unzähligen Arbeiten über Mitose lesen und dieselben hinsichtlich der Centrosomen näher prüfen, so werden wir sehen, dass der „Begriff des Centralkörpers" sich gerade in der ursprünglichen van Beneden'schen Fassung erhalten hat, indem fast alle Autoren unter dem Centralkörper einfach „un petit corpuscule au centre de chaque étoile" verstehen.

Nur einige Autoren schliessen sich in dieser Beziehung einer anderen Auffassung an, die von Boveri herrührt und zu welcher derselbe auf Grund von Untersuchungen gerade an demselben Objekt, an Ascaris megalocephala, gelangt ist. — Boveri beschreibt diese Gebilde in seiner Arbeit 1888 folgendermaassen: „Das Archoplasma ist in der Peripherie noch sehr unregelmässig vacuolisirt, in der Mitte dagegen besteht in nicht unbeträchtlicher Ausdehnung bereits eine dichte Anhäufung, und in dieser findet sich, von einem hellen Hof umgeben und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen von der Umgebung ausgezeichnet, ein kleines kugeliges Körperchen, das ich mit van Beneden und Neyt als „Centralkörperchen" oder als „Centrosoma" bezeichne."

Wir sehen also, dass durch den Ausdruck „Centrosoma" nicht etwa ein neuer Begriff, sondern lediglich ein neuer Name von Boveri eingeführt wurde, ein neuer Name für ein schon seit langer Zeit (1876) bekanntes Gebilde; der Name Centrosoma ist also synonym mit corpuscule polaire, corpuscule centrale (Polkörperchen, Centralkörperchen).

Wir heben dies hervor, weil verschiedene Autoren fälschlicher Weise das Verdienst dieser Entdeckung zu gleichen Theilen unter van Beneden und Boveri theilen möchten, so sagt z. B. Brauer bei der Feststellung des Begriffs des Centrosoma: „Auszugehen haben wir von der Auffassung, welche die beiden Entdecker van Beneden und Boveri gegeben haben [1])." —

---

1) Folgende Bemerkung Boveri's dürfte gewiss auf allgemeinen und einstimmigen Widerspruch stossen: „Ausser Betracht muss bei dieser Beurtheilung bleiben, was etwa früher als Definition des sog. „Polkörperchens" der Spindel aufgestellt worden sein mag. Mit der Entdeckung dieses Körperchens als einer Differenzirung der sog.

Ebenso können wir Bühler nicht zustimmen, wenn er sagt: „Wie man sieht, decken sich die Definitionen der beiden Autoren ganz und gar nicht: ergo, Centrosoma und Centralkörper sind verschiedene Begriffe, und es ist demnach heute nicht mehr gestattet, ein und denselben Gegenstand mit beiden Namen zu belegen.“

Nun weichen Boveri's Angaben bezüglich des Centralkörpers in dem weiteren Fortgang der Mitose sehr bedeutend von denen van Beneden's ab: „In den ersten Stadien, in denen wir die Centrosomen beobachten konnten, zur Zeit, wo noch eine einfache Archoplasmakugel im Ei besteht, sind dieselben sehr klein und deshalb schwer nachweisbar. Während das Archoplasma in zwei Kugeln sich spaltet, quellen sie auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen nun während der Ausbildung der Spindel als relativ grosse blasse Kugeln mit einem kleinen Korn im Centrum. Wenn der Process der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Grösse ab.“

Während Boveri für die Mehrzahl der Stadien einen hellen Hof beschreibt, der die Centrosomen von dem umgebenden Archoplasma trennt, gibt er für das Stadium, wo die Centrosomen „zu grossen blassen Kugeln mit einem kleinen dichteren Korn angeschwollen sind“, an: „Ihre Begrenzung gegen den hellen Hof, der sie von dem umgebenden Archoplasma trennt, ist in manchen Präparaten sehr schwer nachzuweisen, wogegen sie sich in anderen mit voller Sicherheit feststellen lässt.“

Warum Boveri gerade letzteren Präparaten den Vorzug gibt, wird nicht näher angegeben.

Die Unterschiede, welche sich zwischen seinen Befunden und denen van Beneden's ergeben, discutirt und berücksichtigt Boveri wenig — zu wenig unserer Ansicht nach: Nachdem

Kernspindel war zunächst nur eine an sich völlig werthlose Thatsache constatirt, von der gleichen Bedeutungslosigkeit etwa, wie der von mir erbrachte Nachweis eines Centralkorns in dem grossen Ascaris-Centrosoma. Der Begriff des „Centralkörperchens“ oder „Centrosoma“ stammt aus dem Jahr 1887, als gleichzeitig van Beneden und ich jenes Körperchen als dauerndes Zellenorgan nachweisen und seine hohe Bedeutung für die Kern- und Zelltheilung aufdecken konnten“.

er angegeben, dass nach van Beneden die Markschicht von spärlichen radialen Fädchen durchzogen wird, die sich an das Centralkörperchen ansetzen, fährt er fort:

„Von der Quellung dieser letzteren (nämlich der Centralkörperchen), die ich während der Knäuelphase beobachten konnte, wird nichts berichtet. Ob das Körperchen, welches z. B. in Fig. 5 (Taf. I) das Centrum der Kugel einnimmt, dem ganzen aufgequollenen Centrosoma entspricht, oder nur dem centralen Korn desselben, lasse ich dahingestellt sein. Von den radialen Fädchen, die bei van Beneden und Neyt unmittelbar von dem Centralkörperchen ausgehen, ist an meinen Präparaten nichts zu sehen."

Wir möchten weitgehendere Wiederholungen hier vermeiden und deswegen verweisen wir auf die obige Darstellung der Resultate, welche die Eisenhämatoxylinmethode ergibt, sowie auf die beigegebenen Zeichnungen.

Aus denselben ergibt sich mit der grössten Klarheit, dass von Anfang bis zu Ende im Centrum der Strahlung ein schwarzer Körper zu sehen ist. An diesen schwarzen Körper treten die Strahlen unmittelbar heran, durch eine besondere Modification der Strahlen in bestimmtem Abstand vom Centrosoma (durch ein stärkeres Mikrosomenstratum) ergibt sich das Bild eines helleren Hofes, der Mikrosphäre, die aber strahligen Bau hat und deren Strahlen sich direkt in den weiteren Theil der Protoplasmastrahlen fortsetzen.

Somit benehmen unsere Präparate das Recht und die Möglichkeit, dieses hellere Feld (zone médullaire, Mikrosphäre) den protoplasmatischen Strahlen ab- und dem Centralkörper zuzurechnen. Wir glauben auf einen längeren Beweis hierfür desto mehr verzichten zu können, als der eine von uns in einer soeben erschienenen Arbeit denselben Punkt für die befruchteten Echinodermen-Eier näher besprochen hat, die auf Schnitten mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt nach Boveri angeblich dieselben Eigenthümlichkeiten bezüglich der Centrosomen aufweisen sollten.

Die Untersuchung der befruchteten Echinodermen-Eier liess den einen von uns feststellen, dass: mit bestimmten Fixirungsmitteln und nach vorsichtiger Behandlung der Präparate die Centrosomen im befruchteten Seeigelei von Anfang bis zu Ende in allen Phasen als kleine Körperchen, die in Eisen-Hämatoxylin

sich schwarz färben, erscheinen, also typische Centrosomen, wie sie fast alle Autoren bei der Mitose von Gewebszellen finden. Bis an diese Körperchen heran kann man, je nach dem Präparat, die Strahlen mit mehr oder weniger Sicherheit direkt verfolgen, nur ist der centrale Theil der Strahlen anders gebaut, weswegen er sich verschiedenen Reagentien gegenüber verschieden verhält. Die verschiedenen Bilder, welche verschiedene diesen Gegenstand behandelnde Autoren erhalten haben, erklären sich aus den verschiedenen Fixirungsmitteln, vielleicht auch aus anderen Modificationen der weiteren Proceduren, die sich der Beurtheilung entziehen.

Sobald wir aber einmal auf diese Unterschiede, welche die verschiedenen Behandlungsmethoden zur Folge haben können, aufmerksam geworden sind, haben wir uns bemüht, auch für Ascaris die Ursache festzustellen, welche zur Aufstellung des Boveri'schen Centralkörperbegriffs Veranlassung gegeben hat, denn mangelhafte Beobachtung konnte bei einem Forscher wie Boveri nicht der Grund seiner abweichenden Bilder und Beschreibungen sein. Und es hat sich bald herausgestellt, dass durch Anwendung bestimmter Methoden allerdings an Ascariseiern in toto[1]) Bilder gewonnen werden können, die in allen wesentlichen Punkten an die Schilderung Boveri's erinnern. Wir haben an Präparaten, welche mit Sublimat fixirt und mit Böhmer'schem Hämatoxylin gefärbt wurden, in der That Bilder wahrgenommen, wo die Centrosomen als grosse Kugeln erschienen, dann folgte ein heller Hof, dann erst der körnige Protoplasmahof (die Archoplasmakugel Boveri's). Wir geben in Fig. 26—31 einige von diesen Bildern; dass sie in der That höchst auffallende Unterschiede von den anderen Bildern darbieten, ist auf den ersten Blick zu bemerken. — Dass aber andere Fixirungsmethoden auch für Eier in toto Bilder liefern, die sich völlig den an Schnitten gewonnenen Bildern nähern, dafür geben

1) Es mag bemerkt werden, dass die in Pikrinessigsäure fixirten, in Paraffin eingebetteten und mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparate sich nur wenig von den anderen Präparaten unterschieden. Die Centrosomen lieferten ganz dasselbe Bild wie bei den mit anderen Flüssigkeiten fixirten Eiern, erschienen also als kleine schwarze Körper; der sie umgebende hellere Hof erschien fein radiär gestreift, der weitere Theil des Zellleibes, ausserhalb der Mikrosphäre, erschien, wie oben erwähnt, stärker körnig als sonst.

die Fig. 32—35 einen Beweis, die nach Präparaten aus Alcohol abs. Sublimat-Eisessig mit Alaun-Hämatoxylinfärbung gezeichnet sind.

Wir möchten also nur feststellen, dass die Bilder, welche Boveri beschreibt, lediglich als Folge der von ihm angewandten Methode aufzufassen sind, ähnlich wie wir in demselben Umstand, in den verschiedenen angewandten Methoden die Ursache ähnlicher Unterschiede bei befruchteten Echinodermeneiern suchen mussten; erwähnt doch neuerdings Boveri selbst, dass vielleicht die Unterschiede zwischen seinen Bildern und denen van Beneden's sich „nur aus verschiedener Conservirung erklären" können. Wir sind weit davon entfernt, die Boveri'schen Befunde damit abfertigen zu wollen, dass wir sie als Kunstprodukte hinstellen, wir sind vielmehr der Ansicht, dass die Vorbedingung für diese Bilder in der Structur des Zellleibes in der Umgebung der Centrosomen gegeben sein muss. Und gerade die Existenz der Mikrosphäre (der Markzone van Beneden's) ist die Veranlassung zu Boveri's „Centrosomenbegriff" gewesen. Es lässt sich durch Vergleich der Beschreibung Boveri's mit den Tausenden von Präparaten — gelungenen sowohl als auch weniger gelungenen, denn auch diese sind bisweilen besonders lehrreich — feststellen, dass Boveri unzweifelhaft zu dem eigentlichen Centralkörper noch die zone médullaire hinzugerechnet hat[1]). Auf Grund seiner Untersuchungen an Ascariseiern gelangt auch v. Erlanger zu dem Ergebniss, dass Boveri „in vielen Fällen

1) Boveri erwähnt, dass in seinem Institut mit der Eisenhämatoxylinmethode über Centrosomen bei anderen Nematoden-Eiern gearbeitet wird, „für die sich ganz ähnliche Verhältnisse ergeben, wie bei Ascaris. Die Centrosomen sind auf gewissen Stadien zu grossen Kugeln mit einem winzigen centralen Korn aufgequollen, und nur dieses Korn bleibt an guten Eisenhämatoxylinpräparaten schwarz". Dies letztere stimmt mit unseren Resultaten für Ascaris völlig überein: wir hoffen aber, dass die Untersuchung der Präparate — offenbar an Schnitten — zeigen wird, dass die grossen Kugeln Theile der Astrosphäre sind. Boveri tritt neuerdings dem Einwand entgegen, dass sein Centralkorn dem corpuscule central van Beneden's gleichwerthig sei, wogegen sein Centrosoma der Astrosphäre zugehöre und sagt, dass „das kleine Korn wirklich nur eine centrale Differenzirung einer aufs deutlichste begrenzten Kugel ist, die sich von der Astrosphäre aufs schärfste abhebt".

den hellen Hof um das Centrosom, welches der van Beneden'schen „zone médullaire" entspricht, dem Centrosom hinzugerechnet hat."

Häcker hat Ascaris-Eier und Furchungszellen mit verschiedenen Osmiumgemischen — Osmiumessigsäure in Verbindung mit Pikrinsäure, Chromsäure oder Platinchlorid — fixirt und eine Anzahl von Färbungen, darunter die Flemming'sche Dreifachfärbung, angewandt. In den Furchungszellen: „In der Mitte des nur schwach gestreiften Archoplasmas lag, durch etwas dunklere Färbung hervorgehoben, das Centrosoma. Ein Centralkorn war nicht zu erkennen, aber auch ein heller Hof fehlt auf den meisten Präparaten (Pikrinosmiumessigsäure, Hämatoxylin oder Flemming'sche Dreifachfärbung) vollständig."

Wir glauben, dass der Boveri'sche Centrosomenbegriff in Anbetracht der thatsächlichen Befunde unhaltbar ist — unhaltbar für das Objekt selbst, welches Boveri zur Aufstellung dieses Begriffs Veranlassung gegeben hat und noch mehr für andere Objekte. Wir haben an verschiedenen Gewebszellen-Mitosen, sodann an Leukocyten im Ruhestadium (vergl. Fig. 48, 49, 50) die Centrosomen stets als homogene, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Körperchen gesehen, ebenso an den Richtungsspindeln, an den Furchungsspindeln, sowie in den Furchungszellen von Physa fontinalis (vergl. die Figuren der oben citirten Arbeit, sowie hier die Fig. 36—47) und, wie oben bereits hervorgehoben, auch während der Befruchtung des Seeigeleies.

Deswegen sind denn auch die Angaben, welche sich Boveri in der Deutung nähern, nur ganz vereinzelt, während die ungeheuere Mehrzahl der Autoren nur die kleinen Körper (das Boveri'sche Centralkorn) mit dem Namen Centrosoma belegen. Da fast jede neuere Arbeit über Mitose oder über Zellstructur im Ruhestadium, jede Arbeit über Befruchtung u. s. w. Bilder und Angaben, die sich auf das Centrosoma beziehen, enthält, so kann hier unmöglich die enorme Zahl derselben näher besprochen werden — wir möchten deswegen von neueren Autoren nur Flemming, Reinke, Platner, Meves, Moore, vom Rath, Sobotta, Erlanger, Dehler, Bühler, Prenant, Heidenhain, Hermann, van der Stricht, Rawitz,

Drüner[1]), Brans, Wheeler, Mead nennen, welche alle die Centrosomen als kleine homogene Kügelchen beschreiben — wogegen die Autoren, welche Boveri sich anschliessen, nur vereinzelt dastehen, es wären dies Henneguy, Brauer[2]). Für die Vertheidigung, welche der letztere Autor dem Boveri'schen Centralkörperbegriff schenkt, wird wohl Boveri selbst dem Verfasser wenig dankbar sein. Alle diese Autoren suchen es zu rechtfertigen, dass man die Markzone van Benedens zum eigentlichen Centrosoma hinzuzurechnen berechtigt sei. — Auf eine nochmalige Besprechung der Gründe, welche gegen die Hinzurechnung der Markzone zum Centrosoma sprechen, gehen wir hier nicht mehr näher ein, nachdem wir oben diesem Punkte eine genauere Erörterung gewidmet haben. Auch die verschiedenen Bilder, welche die Mikrosphäre um die Centrosomen herum, je nach der verschiedenen Behandlungsmethode bieten kann, haben wir bei Besprechung der Sphäre bereits näher berücksichtigt, so dass wir hier darauf verweisen könnnen.

Ebenso haben wir bereits darauf hingewiesen, dass die Mikrosphäre keineswegs beständig zu sehen ist, und dass sie nur an bestimmte, bei verschiedenen Zellen besondere, Stadien des Zelllebens, einmal ans Ruhestadium, ein andermal an gewisse Phasen der Mitose, geknüpft ist, indem einmal die Strahlen ohne

---

1) Auf die Beobachtungen von van der Stricht, Drüner und Braus möchten wir ein besonderes Gewicht legen, da diese Autoren an demselben Objekt (Furchungszellen von Triton) gearbeitet haben, auf Grund dessen Eismond zu ganz abweichenden Resultaten und deswegen zu einer ganz besonderen Auffassung des Centrosomas gelangt ist, die wir absolut nicht theilen können.

2) Ganz vereinzelt steht bisher die Auffassung Häcker's, der beim Winterei von Sida crystallina ein Centralbläschen, das von einer färbbaren Substanz, der Centrosomahülle, umgeben ist, unterscheidet. „Centralbläschen plus Centrosomahülle stellen also zusammen das Centrosoma Boveri's, das corpuscule central van Beneden's dar" Ob diese Deutung für das Objekt selbst richtig ist, muss dahingestellt bleiben, denn O. vom Rath erklärt Häcker gegenüber: „Ob nun die vom genannten Autor für seine Befunde bei Sida gegebene Deutung von einem besonders grossen Centrosoma die richtige ist, möchte ich nach eigener Betrachtung der Präparate Häcker's bezweifeln." — Flemming hat sich bereits früher gegen eine Verallgemeinerung der Beobachtung Häcker's ausgesprochen, denn er sieht das Centrosoma stets als Körperchen, nicht als Bläschen.

jede bemerkbare Veränderung bis ans Centrosoma selbst herantreten, ein andermal dagegen durch eigenthümliche Differenzirung im Umkreis um das Centrosoma herum das Bild der Mikrosphäre hervorrufen. Diese Ansicht theilen wir mit Vialleton, Prenant. Auch v. Erlanger gelangt zu ähnlichen Schlüssen: „Schon aus dem Fehlen der einen oder der anderen Zone der sog. Sphäre geht mit Deutlichkeit hervor, dass es sich hierbei nicht um Bestandtheile des Centrosomas oder um besondere dauernd vorhandene Zellorgane, sondern um Differenzirungsstructuren des den Centralkörper umgebenden gewöhnlichen wabigen Protoplasmas handelt, welche durch Einwirkung des Centrosomas auf die Zellsubstanz veranlasst werden." Nur die letztere Ansicht, dass diese Differenzirung auf eine Einwirkung des Centrosomas auf die Zellsubstanz zurückzuführen ist, scheint uns eines wirklichen Beweises zu entbehren.

Dass auf ältere Angaben bezüglich der Centrosomen, wo noch nicht mit specifischen Färbungsmethoden gearbeitet wurde, nicht allzu viel Werth gelegt werden kann, ist wohl für jeden Histologen selbstverständlich. Deswegen entscheiden neuere Autoren (wie z. B. Korschelt, ebenso Fick) in Anbetracht der von ihnen angewandten für diesen Punkt wenig günstigen Methode die Frage, was in ihren Präparaten als Centrosoma zu bezeichnen ist, überhaupt nicht.

Diesen Punkt hat der eine von uns bereits früher berührt und mehrere Beispiele dieser Art dort angeführt. Hier möchten wir noch die Untersuchungen van der Stricht's am Ei von Amphioxus lanceolatus erwähnen, der an den meisten Präparaten, die mit Flemming'scher oder Hermann'scher Lösung fixirt und mit Safranin-Gentiana gefärbt wurden, keine Centrosomen sah, dagegen „sur des préparations fixées par le sublimé et colorées d'après la méthode de M. Heidenhain on apperçoit au centre de cette masse un corpuscule très ténu, coloré en bleu d'une manière très intense et entouré d'une auréole claire. C'est le corpuscule central, situé au milieu de la zone médullaire de la sphère attractive." — Charakteristisch ist die Bemerkung Brauer's, der ja Anhänger der Centrosomentheorie Boveri's ist (Artemia salina): „Auf den Kanadabalsam-Präparaten erscheint das Centrosom als eine grosse helle Kugel, deren Inneres von einem ziemlich grobmaschigen Gerüstwerk von

sehr wenig färbbaren Fäden durchsetzt ist, so dass das Centrosom ganz das Aussehen eines kleinen Kerns darbietet. Ein Centralkorn war nicht zu erkennen. Dagegen habe ich bei einer Untersuchung unter Wasser besonders auf etwas älteren Stadien des Eikerns häufig zwei bis drei stark lichtbrechende Körner im Centrum gesehen, die auf den Canada-Balsam-Präparaten nicht hervortraten und sich auch nicht gefärbt hatten." Die Präparate waren in Sublimat fixirt, mit Alaun-Hämatoxylin gefärbt.

In neuester Zeit hat v. Erlanger Ascariseier ebenso wie wir in Paraffin eingeschmolzen und auf Schnitten untersucht. Er gibt an: „Bei Anwendung der Eisenalaunhämatoxylinfärbung (nach M. Heidenhain und Benda) und schwacher Extraction färbt sich der ganze Centralkörper homogen, bei stärkerer Extraction, und besser noch bei Untersuchung der Schnitte in sehr verdünntem Glycerin nach Färbung in Anilinfarbengemischen (nach van Beneden und Herla), erweist sich der Centralkörper als deutlich wabig gebaut und zeigt die weiter oben beschriebenen Verhältnisse sehr deutlich, natürlich bei sehr starken Vergrösserungen."

Die vorige Beschreibung, auf die er sich beruft, lautet: „Bei sehr intensiver Färbung und Untersuchung in Damarlack besitzt ein nicht in Theilung begriffenes Centrosom annähernd die Gestalt einer homogenen Kugel, bei Untersuchung in verdünntem Glycerin, bei Anwendung einer weniger intensiven Färbung, bietet er das Aussehen der Centrosomen der gefurchten Echinodermeneier, wie es Bütschli in seinem Werke über die Schaumstructur des Protoplasmas dargestellt hat, d. h. es besteht aus einer oder mehreren Waben, welche zu einem unregelmässigen, rundlichen Körper verschmolzen sind, mit verdickten Knotenpunkten."

Wir haben nun die Präparate daraufhin geprüft, und wir können nur mit Bestimmtheit hervorheben, dass bei noch so starker Extraction der Eisen-Hämatoxylinfärbung die Centrosomen, wenn sie überhaupt gefärbt blieben, stets einheitlich schwarz erschienen. Bei bedeutenderer Extraction trat nur der einzige Unterschied hervor, dass das Centrosoma, welches offenbar in seiner oberflächlichen Schicht die Farbe schneller abgab, in der centralen Schicht sie festhielt, dagegen etwas kleiner erschien, aber immer war es einheitlich und gleichmässig glatt an der Oberfläche. Ausserdem haben wir aber die Präparate mit Ani-

linfarbstoffen behandelt, namentlich mit dem Biondi'schen Dreifarbengemisch, und man sah dann inmitten der prachtvoll gefärbten Strahlung ein mit Rubin dunkel gefärbtes Körperchen, das je nach dem Stadium rundlich oder länglich erschien, aber stets, auch bei noch so starken Vergrösserungen einheitlich. Ebenso lieferten dasselbe Bild die Präparate, welche in Hämatoxylin-Alaun allein oder mit Zusatz von Eosin, sodann die in Kernschwarz sowie Kernschwarz-Eosin gefärbten Präparate; der Centralkörper erschien als dunkleres Körperchen, aber stets mit glatter Oberfläche. Diese Präparate lieferten für die Beschreibung v. Erlanger's keine Stütze; ausserdem müssen wir hervorheben, dass, da diese Färbungen eben keine absolut distincte Färbung liefern, sie nicht im Entferntem dasjenige leisten können, was die Eisen-Hämatoxylinfärbung leistet. Ja, dadurch, dass die Centralkörper, wenn auch intensiver, dieselbe Farbe annehmen, wie die Strahlung selbst, können die Bilder nicht vollkommen scharf sein und dadurch ist der Deutung ein weiter Spielraum gelassen [1]), indem die inserirenden Strahlenenden selbst Auswüchse der Centrosomen vortäuschen können.

Wenn v. Erlanger sich auf die Bilder beruft, welche Bütschli fürs Seeigelei beschreibt, so können wir nur, da wir dasselbe Objekt aus eigener Anschauung kennen, hervorheben, dass wir für dasselbe ein aus mehreren Waben bestehendes Centrosom nicht anerkennen können. Uebrigens glauben wir diese Discussion insofern einschränken zu müssen, als doch die verschiedenen Auffassungen dieser Gebilde von Seiten v. Erlanger's

---

1) Wie vorsichtig man bei Beurtheilung derartiger Bilder sein muss, dafür diene als Beispiel die Bemerkung Flemming's, der in Leukocyten den Centralkörper innerhalb der Sphäre folgendermaassen beschreibt: „als ein einfaches, stark lichtbrechendes Korn, das in Safranin - Gentiana - Orange - Präparaten bei günstigem Ausziehungsgrade hellröthlich gefärbt ist (vergl. viele Fig.), aber auch wo diese Farbe extrahirt wurde, durch seinen Glanz noch recht deutlich vortritt. In einzelnen Fällen erscheint der Centralkörper etwas länglich geformt; die Frage, ob dies nicht auf schräger Ansicht und Mitsehen von verkürzten Sphärenstrahlen beruht, kann ich bei der Kleinheit des Dinges noch nicht entscheiden.“ Erst durch die Bordeaux-Eisen-Hämatoxylinfärbung, die den Centralkörper intensiv schwarz im Gegensatz zu der rothen Strahlung hervorhebt, ist uns ein Mittel gegeben, derartige subtile Fragen zu entscheiden.

und unsererseits hier in fundamentalen Differenzen bezüglich der Auffassung der Zellstructur überhaupt ihre Ursache haben.

Bezüglich der Gestalt der Centrosomen scheinen einige Zellen, resp. einige Zelltheilungsformen eine ganz besondere Stellung einzunehmen, so die Richtungsspindeln gewisser Thiere sowie die Ganglienzellen. Wir glauben, dass die Discussion über diesen Punkt noch keineswegs abgeschlossen ist und glauben, dass zur Erreichung eines Verständnisses es wiederum durchaus nothwendig ist, dass man diese beiden Zellformen in ihrer Beziehung zu den Beobachtungen an anderen Zellen beurtheilt, nicht aber umgekehrt diese an so specifischen Zellen gewonnenen Resultate auf andere Zellarten ohne weiteres übertragen sollte.

Bezüglich der Ganglienzellen weichen übrigens die Beobachtungen verschiedener Autoren noch bedeutend von einander ab.

Lenhossék beschreibt in einer homogenen Centralscheibe (=Markzone van Beneden's) eine ganze Gruppe kleiner Centralkörner.

Dehler: „Die Centralkörpergruppe setzt sich zusammen aus scharf begrenzten kleinen Kügelchen von verschiedener Zahl und Grösse. Besonders deutlich treten die Centralkörperchen hervor, wenn die sie umgebende runde Scheibe in Rubin sich hell röthet; sie liegen stets dicht bei einander und scheinen öfters durch eine schwächer gefärbte Zwischensubstanz verbunden.“

Dehler vermuthet, dass hier die Centralkörper sich wahrscheinlich „öfter als nothwendig“ getheilt haben.

In dieser Beziehung ist übrigens von Wichtigkeit, dass Bühler's Beobachtungen an den Vorderhirnzellen der Eidechse Ergebnisse geliefert haben, die völlig mit den Beobachtungen M. Heidenhain's für Leukocyten übereinstimmen.

Bezüglich der Differenzen mit Lenhossék's Beschreibung meint Bühler: „Die Differenzen, die sich in der Detailauffassung mit meinen Beobachtungen ergeben, mögen zum Theil durch die Verschiedenheit des Materials bedingt sein.“

Auch nehmen einzelne Pigmentzellen, wie durch Zimmermann's Arbeit gezeigt wurde, eine Sonderstellung ein. Wodurch dort die besondere Gestalt der Centrosomen, die als „Centralstäbe“ und sogar „Centralnetze“ erscheinen, hervorgerufen wird, müssen erst weitere Untersuchungen lehren.

Auf Grund der von uns untersuchten, hier speciell beschrie-

benen Objekte, sowie sämmtlicher anderen Zellenarten, die wir zu sehen Gelegenheit hatten, möchten wir im Folgenden eine Definition des Centrosomas geben ohne damit präjudiciren zu wollen, ob dieselbe für alle Zellen überhaupt Geltung haben wird. Mit den bisher publicirten Beobachtungen lässt sie sich unserer Meinung nach aufs Beste in Einklang bringen: Centrosomen sind Körper, welche gewöhnlich in der Einzahl die Centren der protoplasmatischen Strahlensonnen während der Mitose einnehmen. Die Protoplasmastrahlen lassen sich bis an die Centrosomen heran direkt verfolgen, die Centrosomen sind für die Protoplasmastrahlen (organische Radien der Zelle) Insertionsmittelpunkte. Als solche gehen die Centrosomen auch in die ruhende Zelle nach der Mitose über. Neue Centrosomen entstehen nur durch Theilung des (präexistirenden) vorhandenen Centrosomas. Die Vermehrung der Centrosomen ist an die Mitose nicht gebunden, kann, wie bei Leukocyten und anderen Zellen, auch während des sog. Ruhestadiums eintreten [1]). Die gewöhnliche

---

1) Waldeyer sagt mit Recht, dass wenn auch die Centrosomen in ruhenden Zellen stets doppelt wären, „so muss doch, da von dem Zwillingskörper je ein Stück bei der Theilung in die eine, das andere in die andere Tochterzelle übergeht, eine, wenn auch noch so kurze Phase vorhanden sein, in der jede junge Zelle nur ein Polkörperchen hat. Man müsste also annehmen, dass sobald die junge Zelle sich eben geformt hat, oder auch schon während ihrer Formirung, das zugehörige Centralkörperchen sich alsbald wieder theilt". — Da Fälle bekannt sind, wo während des Muttersternstadiums auf jedem Pol je zwei Centralkörper als Vorläufer der zweiten Mitose vorhanden sein können, so sehen wir in der That, dass bezüglich des Stadiums, während dessen die Centralkörper sich theilen können, recht grosse Differenzen und ein recht weiter Spielraum besteht. Auf diese frühe Verdoppelung der Sphäre und der Centralkörper bei rasch auf einander folgenden Theilungen haben Henneguy, Schultze, van der Stricht, Flemming u. a. längst aufmerksam gemacht. Wir können die Beobachtung an Präparaten von Physa fontinalis sowie verschiedenen Gewebszellen bestätigen. Bei Ascaris ist dies selten, sehr selten. Jeder Histologe verfügt wohl über genügende Beobachtungen, um Henneguy's Satz zu bestätigen: „Lorsque la cytodiérèse est active, ces organes élémentaires se divisent de très bonne heure, avant la reconstitution du noyau fils; si, au contraire, une periode de repos assez longue sépare deux diérèses successives de la cellule, la sphère attractive et son centrosome restent indivis pour ne se dédoubler que plus tard et déterminer la cytodiérèse."

Gestalt des Centrosomas ist die kleiner runder Kügelchen; Aenderungen in derselben werden entweder durch die Umgebung oder durch Wirkung der an sie inserirenden Strahlen veranlasst. Die schwarze Färbung durch Eisen-Hämatoxylin ist für die Centrosomen charakteristisch.

Die Centrosomen sind besondere, wesentliche Zellbestandtheile, sind morphologisch selbstständige dauernde Organe der Zelle.

Sind die Centrosomen Insertionsmittelpunkte der organischen Radien?

Wir haben oben bereits hervorgehoben, dass unsere Untersuchungen uns in jeder Hinsicht dazu geführt haben, uns als Anhänger der Mitomlehre Flemming's, der Vorstellungen van Beneden's von der Structur des Protoplasma, sowie der im Anschluss daran gewonnenen Vorstellungen M. Heidenhain's zu bekennen. Wir halten auch seine Theorie von der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien und seines Spannungsgesetzes für die einzige, welche im Stande ist, unsere Vorstellungen von dem Mechanismus der Mitose unserem Verständniss näher zu bringen.

Es ist damit selbstverständlich, dass wir auch Anhänger seiner Theorie der Insertionsmittelpunkte für die Centrosomen sind[1]), welche seitdem auch von anderen Autoren (Niessing,

1) Boveri bekennt sich in seiner neueren Schrift auch zur „Theorie der Insertionsmittelpunkte“ und beansprucht sogar das Verdienst, ihr Urheber zu sein. Wenn wir auch mit Heidenhain dieses Verdienst entschieden für van Beneden in Anspruch nehmen müssen, finden wir, dass Boveri in der That diese Theorie mächtig gefördert hat. Nur sind mit dieser Theorie einige Angaben Boveri's nicht gut in Einklang zu bringen. Er sagt: „Das Centrosoma liegt vielmehr als ein ringsum wohl begrenzter, vielleicht stets von einem radienfreien Raum umgebener Körper da. Wenn sich die fertig ausgebildete Strahlenkugel — nach den Zugwirkungen ihrer Fädchen zu urtheilen — als ein im Centrum zusammengehaltenes, in sich verfertigtes System darstellt, so scheint uns das darauf zu beruhen, dass sich die Radien selbst im Umkreis des Centrosomas zu einer einheitlichen Bildung vereinigen, aus der dieses Centralorgan weggenommen werden könnte, ohne dass sich in den mechanischen Verhältnissen etwas ändern würde.“ Dem gegenüber liesse sich noch sagen, es wäre gleichgültig, ob die Strahlen direkt an das Centrosoma oder

Reinke, Bühler z. Th. Prenant) zum Ausgangspunkt ihrer Ausführungen genommen wird.

Die beiden Bedingungen hierfür scheinen uns im Ascaris-Ei in vollstem Maasse gegeben zu sein: einmal die Insertion der Radien an die Rindenschicht des Protoplasma (Zellmembran), in den Stadien, wo die Strahlung mächtig entwickelt ist, direkt, (was durch unmittelbare Beobachtung festgestellt werden kann), in den anderen Stadien indirekt durch Vermittlung des protoplasmatischen Netzes; — zweitens ihre Insertion an dem Centrosoma.

Unsere Beobachtungen haben uns die Insertion der Protoplasmafibrillen an die Centrosomen direkt durch Beobachtung feststellen lassen. Wir sehen sowohl bei Ascaris, als auch bei Leukocyten, bei der Physe im befruchteten Ei sowohl als auch in den Furchungszellen, sodann bei Echinodermen, die Strahlen bis direkt an die Centrosomen herantreten; wir haben sie bei den meisten Präparaten, wenn nur die Färbung eine gelungene war, direkt bis zum Centrosom verfolgen können.[1]).

---

durch Vermittlung einer einheitlichen Bildung, eines homogenen Hofes, den Boveri wiederholt zwischen seinem Centrosoma und den Strahlen unterscheidet, inseriren. Geradezu unverträglich mit der Theorie der Insertionsmittelpunkte wäre jedoch die Anschauung, für die wir absolut keine Veranlassung sehen: „Direkt unverträglich aber mit seiner (Heidenhain's Ref.) Hypothese sind die Thatsachen, die wir über die Ortsveränderungen der Radiensysteme im Zellkörper kennen. Die beiden Strahlenkugeln verhalten sich — wenigstens auf gewissen Stadien — nicht wie Systeme rings befestigter im Centrum verknüpfter Fäden, sondern wie frei bewegliche, fast möchte ich sagen schwimmende (schwebende) Körper, die als Ganzes höchst beträchtliche Verlagerungen erleiden können." — Für derartige Strahlen-Systeme, die wohl typisch gerade bei befruchteten Eiern (Spermastrahlung) zu beobachten wären, lässt sich eben nicht nur annehmen, sondern durch direkte Beobachtung feststellen, dass die Strahlen rings herum nicht frei enden, sondern mit ihren Enden allmählich in das protoplasmatische Netz der Zelle übergehen (vergl. unter anderen die Arbeiten des einen von uns (Echinodermen, Physa fontinalis) sowie Reinke). Für den Mechanismus dieser Radiensysteme ist es nun ganz gleichgültig, ob die Strahlen direkt an die periphere Schicht des Protoplasma befestigt sind oder indirekt vermittelst des protoplasmatischen Netzes.

1) An Präparaten, die mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt waren, sahen wir öfters, wenn die Differenzirung noch keine vollständige war,

Nun handelt es sich hierbei um Beobachtungen, die zu den subtilsten Problemen der mikroskopischen Forschung gehören; ein ganz kleiner Mangel der Präparate, der angewandten technischen Mittel u. a. kann sofort andere Resultate hervorrufen; aber auch die subjektive Uebung des Auges des Beobachters, die subjektive Schärfe desselben ist ein nicht unwesentlicher Factor. Indessen handelt es sich doch darum, Thatsachen aufzufinden, die sich als direkte Beweise für oder gegen diese Theorie verwenden lassen, wo zufällige Umstände nicht mehr in Betracht kommen können.

Wir glauben nun, dass gerade bei Ascaris dieser Beweis sich erbringen lässt. Wir haben oben bereits darauf hingewiesen, dass in den Metaphasen, in den Stadien, welche der Muttersternfigur folgen, die Centrosomen an den beiden Polenden der Spindel eigenthümliche Formveränderungen zeigen, dass sie von der runden Form in eine längliche übergehen, dass sie dann vollkommen strichförmig im mikroskopischen Bilde erscheinen und gegen Ende der Mitose, wenn die Einschnürung des Zellleibes bereits erfolgt ist, allmälig wiederum zur runden Gestalt zurückkehren, so dass in den beiden Tochterzellen, wenn die Abschnürung eine vollkommene ist, das Centrosom stets einfach und von runder Gestalt erscheint. Wir haben auch oben bereits betont, dass, wenn man die verschiedenen mikroskopischen Bilder, also Durchschnitte, combinirt, man zu der Erkenntniss gelangt, dass die Centrosomen anfangs kleine Kügelchen sind, die dann allmälig zu rundlichen Scheiben abgeplattet werden und schliesslich wiederum allmälig zur Kugelform zurückkehren.

von den Centrosomen noch kurze schwache Striche ab und zu im Umkreis ausgehen, so dass die Centrosomen zackig, wie von feinen Stacheln umgeben aussahen, (eine Andeutung davon in Fig. 13 sichtbar). Dies waren, wie sich feststellen liess, Strahlen, die die schwarze Farbe an der Stelle, wo sie sich an die Centrosomen inserirten, festhielten. Solche Bilder veranschaulichen gerade sehr gut die Thatsache, dass die Strahlen wirklich an das Centrosoma inseriren. Bisweilen färbten sich auch grössere Bündel von Strahlen in unmittelbarem Anschluss an das Centrosoma, so z. B. sehr oft, namentlich an nicht vorgefärbten und einfach mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparaten, der an das Centrosoma angrenzende Theil des Zugfasernkegels, so dass dadurch eine Art Kometenform des Centrosomas entstand, ein zufälliger Färbungseffekt, der sich daraus erklärt, dass die hier convergirenden und dicht aneinandergelagerten Strahlen den Farbstoff intensiver festhalten, als die übrigen Theile der Strahlung.

Man könnte vielleicht geneigt sein, diese Formveränderung als die Einleitung der Zweitheilung des Centralkörpers zu betrachten, wie es v. Erlanger, der vielleicht die in die Länge gezogenen Centrosomen vor Augen gehabt hat, wirklich thut[1]). Indessen erscheint das Centrosoma (vgl. die Zeichnungen) nicht etwa hantelförmig, sondern, im mikroskopischen Bilde (gleichgiltig wie die Schnittrichtung gefallen ist) stets gleichmässig in die Länge gezogen, strichförmig, in Wirklichkeit also scheibenförmig. Ueberdies kehren wiederum in späteren Stadien die Centrosomen zu der runden Gestalt zurück und sind dann in den zur Ruhe zurückkehrenden Tochterzellen in der Einzahl vorhanden. Wir haben mit besonderer Aufmerksamkeit die Tochterzellen auf diesen Punkt hin geprüft und haben die Centrosomen bei ruhendem Kern fast niemals doppelt gefunden. Ausnahmen hiervon sind ausserordentlich selten; diese Ausziehung also mit der Zweitheilung in Zusammenhang zu bringen, ist nicht möglich. Wir haben aber ausserdem schon betont, dass die Centrosomen in der Richtung derjenigen an sie sich inserirenden Strahlen ausgezogen sind, welche in den betreffenden Stadien der Mitose sich im Zustande der grössten Dehnung befinden (vgl. oben) und dass in den Stadien, wo die Dehnung im weiteren Verlauf der Mitose infolge der Durchschnürung des Zellleibes aufgehört hat, auch die Gestalt des Centrosoma entsprechend dem gleichmässigen Spannungsgrade der an dasselbe inserirenden Strahlen wieder kugelig wird[2]).

---

1) Henneguy beschreibt in den Blastomeren der Forelle die Sphäre und sagt: „Au centre de cette masse on voit le corps central ou centrosome, dont la forme est allongée suivant une ligne perpendiculaire au grand axe du noyau. Le corps central mesure 3 μ de long et est formé par une granulation centrale acompagnée d'une ou deux granulations plus petites de chaque côté. Les granulations se colorent fortement par la safranine (Fig. 1). Je n'ai pas toujours observé la forme allongée du centrosome; elle peut être globuleuse. Il est probable, que son allongement correspond à la première phase de sa division, qu'on observe nettement plus tard à un stade plus avancé de la division du noyau. La forme globuleuse serait donc la forme normale du centrosome de l'état de repos".

2) Diese Gestaltveränderung der Centrosomen war auch an Eiern in toto, die mit verschiedenen Fixirungsmitteln behandelt, mit Hämatoxylin-Alaun gefärbt und in Glycerin untersucht wurden, wenn auch natürlich viel weniger deutlich, zu sehen (Fig. 34, 35). Sie kann

Wir glauben nun, dass diese Thatsachen unzweideutig dafür sprechen, dass diese Formveränderung der Centrosomen nur dem Zuge der an die Centrosomen sich inserirenden Radien zuzuschreiben ist, oder mit anderen Worten, dass die Radien, um diese Formveränderung hervorbringen zu können, an den Centrosomen direkt sich festheften müssen.

Andrerseits müssen diese Gestaltsänderungen nothwendiger Weise die Thatsache zur Voraussetzung haben, dass die Radien andrerseits an der Zelloberfläche ihren zweiten, festen Ansatzpunkt in der Grenzschicht des Protoplasma haben, was ja durch direkte Beobachtung für Ascaris sowohl, als auch für andere Zellen nach den neuen Zelluntersuchungen als sicher festgestellt betrachtet werden kann. Schliesslich ist auch als nothwendige Prämisse die Theorie von der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien hinzustellen, denn nur in diesem Falle kann von einer Dehnung einer bestimmten Strahlengruppe im Verhältniss zu einer andren gesprochen werden.

Unserer Ansicht nach können also die Bilder der Centrosomen im befruchteten Ei und in den Furchungszellen von Ascaris megalocephala nur durch die Theorie der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien sowie der Theorie der Insertionsmittelpunkte erklärt werden, und ihrerseits geben sie unserer Auffassung nach diesen Theorien eine nicht unwesentliche thatsächliche Stütze. Bei anderen Zellen haben wir nach diesen Gestaltsveränderungen der Centrosomen vergeblich gesucht, bisweilen höchstens Andeutungen derselben gefunden, die aber nicht im entfernten an die Bilder bei Ascaris megalocephala erinnern; aber auch die Strahlung, die Anspannung der Protoplasmafibrillen war gewöhnlich nicht in dem Masse wie bei Ascaris ausgeprägt.

Grösse der Centralkörper.

Dass die Centrosomen in sehr verschiedener Grösse auftreten können, ist aus zahlreichen Arbeiten bereits bekannt. In dieser Beziehung unterscheiden sich zunächst die Zellen verschiedener Thiere ganz auffallend. Von den zur vorliegenden Arbeit dienen-

demnach nicht etwa den Proceduren, welche die Eier behufs Einbettung in Paraffin durchmachen mussten, zur Last gelegt und als Kunstprodukt gedeutet werden.

den Präparaten haben z. B. die Echinodermen sehr kleine Centrosomen, grössere, wenn auch im Verhältniss zur Grösse der Eizellen und Furchungszellen kleine Centrosomen hat Physa fontinalis, bei Ascaris, ebenso bei Leukocyten und Gewebszellen von Wirbelthieren, die in Theilung begriffen sind, sind sie verhältnissmässig gross.

Sodann ist schon mehrfach (Flemming, Hertwig, vom Rath, Prenant, v. Erlanger, Heidenhain) darauf aufmerksam gemacht worden, dass in einer und derselben Zelle die Centrosomen während der Mitose ihre Grösse ändern können, dass sie im Verlauf der Mitose sich vergrössern[1]), dann nach Ablauf derselben wieder kleiner werden. Unsere Beobachtungen an Ascaris, Physa fontinalis und anderen Objekten lassen uns diese Thatsache völlig bestätigen. Nur müssen wir auf einen Umstand aufmerksam machen: Bei der Eisenhaematoxylinfärbung, die eine Reduktionsfärbung ist, hängt von dem Extractionsgrade des Präparats auch die Grösse der Centrosomen ab. Deswegen empfiehlt es sich für Beurtheilung dieser Frage nur Präparate zu verwenden, die mit Bordeaux vorgefärbt wurden, und in denen dann wirklich nur der Centralkörper gefärbt bleibt, denn an Bildern, wo Theile der Strahlung sich noch mitfärben, kann man Bilder erhalten, wo man Centralkörper von ganz colossaler Grösse statuiren könnte. Diese zufälligen Vergrösserungen der Centrosomen, dadurch hervorgerufen, dass sich Theile der umgebenden Strahlung mitgefärbt haben, können ebensowohl die Centrosomen von runder Gestalt, wie die abgeplatteten Centrosomen betreffen.

Wenn wir aber alle zufälligen Färbungsdifferenzen eliminiren, lässt sich feststellen, dass in der That die Centrosomen in den meisten Zellen ganz im Anfang der Mitose als ganz kleine Körnchen erscheinen, dann etwas anwachsen, um nach Abschluss der Mitose

---

1) Bezüglich der Grössenunterschiede, die Boveri bei Ascaris beschrieben hat, verweise ich auf die obigen Ausführungen über den Centrosomenbegriff dieses Autors. Wenn auch die Vergrösserung der Centrosomen bei Ascaris während der Mitose recht deutlich ist, ist sie nicht im Entfernten so bedeutend wie Boveri es angiebt, der in den späteren Stadien Theile der Mikrosphäre zum Centrosoma hinzugerechnet hat. Wir stimmen in dieser Beziehung völlig mit v. Erlanger überein.

wiederum klein zu werden. Dass diese Vergrösserung nicht etwa als Vorläufer einer Zweitheilung des Centrosoms ist, beweist der Umstand, dass das einfache Centrosoma am Ende der Mitose kleiner ist als das Centrosom des vorhergehenden Muttersterns oder Diasters. Andrerseits möchten wir wiederum darauf aufmerksam machen, dass die Vergrösserung keinegswegs an die Mitose gebunden ist, denn an Leukocyten sind die Centralkörper während der Mitose sicherlich nicht grösser als im Ruhestadium.

Dagegen geht mit der Verkleinerung resp. Vergrösserung der Centrosomen eine Veränderung im Zellleibe einher, die wohl in causalem Zusammenhange damit stehen dürfte. Darauf haben uns namentlich unsere Beobachtungen an Physa fontinalis aufmerksam gemacht:

Dort sieht man die Centralkörper der Spermastrahlung zu Beginn ihrer Entstehung klein, dann, als die Spermastrahlung an Umfang und Intensität zunimmt, sieht man die Centrosomen auch vergrössert. Nun aber tritt, nachdem die Spermastrahlung ihre definitive Lage in der Copulationsebene zwischen den beiden Geschlechtskernen eingenommen hat, ein längeres Stadium ein, wo die Kerne ein längeres Vorbereitungsstadium durchmachen und wo, wie oben eingehender bereits besprochen wurde, die Strahlung beinahe spurlos schwindet, um erst nach durchgemachtem Vorbereitungsstadium wiederum mächtig hervorzutreten und die eigentliche Mitose durchzuführen. In der mehrfach citirten Physa-Arbeit wurde bereits darauf aufmerksam gemacht, dass mit dieser Veränderung in der Strahlenfigur auch die Grösse der Centrosomen sich wiederum ändert. Während der Zeit, wo die Strahlenfigur undeutlich wird, sind die Centrosomen minimale Körnchen, dann, wenn die Strahlung von neuem mächtig wird, nehmen auch sie wiederum an Grösse zu.

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet lässt es sich nun auch erklären, warum in Leukocyten eine grössere Zunahme der Centrosomen während der Mitose sich nicht mehr beobachten lässt. Einfach deswegen nicht, weil in Leukocyten auch im Ruhestadium dauernd eine mächtige Strahlung besteht, deren Mittelpunkt grosse Centrosomen sind.

Wir möchten also die Angabe bezüglich der in verschiedenen Lebensphasen der Zellen zu beobachtenden Grössenunter-

schiede der Centrosomen allgemeiner fassen, wir möchten nicht sagen, dass die Grössenzunahme gebunden ist an bestimmte Phasen der Mitose, sondern, dass sie in Abhängigkeit steht von der Intensität und von dem Anspannungsgrade der an dieselben inserirenden Strahlung.

Literatur-Verzeichniss.

Balbiani, Centrosome et „Dotterkern". Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. XXIX. 1893.

Ballowitz, Fibrilläre Structur und Contractilität. Pflüger's Arch. für die gesammte Physiologie. Bd. 46, S. 433. 1889.

Van Bambeke, Sur un groupement de granules pigmentaires dans l'oeuf en segmentation d'amphibiens anoures et du crapaud commun en particulier. Bulletin de l'académie royale de Belgique. XXXI. 1896.

Derselbe, De l'emploi du terme Protoplasma. Bulletin de la Société belge de Microscopie. T. XXII. 1896.

E. van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bulletin de l'académie royale de Belgique. 44 Année. 2 Serie. T. 42. 1876.

Derselbe, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.

Derselbe et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocephale. Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique. 1887.

Boveri, Zellstudien Heft I, II, III, Jena 1887—1890.

Derselbe, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandlungen der physik.-medicinischen Gesellschaft in Würzburg. XXIX. 1895.

Derselbe, Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsberichte d. Gesellschaft für Morphologie und Physiol. München. Bd. II. 1886.

Derselbe, Referat über Befruchtung in Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. (Anatomische Hefte) Bd. I. 1891.

Derselbe, Ueb. d. Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandl. d. physik.-medicin. Ges. zu Würzburg. Bd. 29. 1895.

Braus, Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 29.

A. Brauer, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 42. 1893.

Derselbe, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLIII. p. 162.

Derselbe, Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abhandlungen der k. preuss. Akademie der Wissensch. 1892.

Bruyne, C. de, La sphère attractive dans les cellules fixes du tissu conjonctif. In: Bull. Acad. Sc. de Belgique. T. 30. 1895. p. 251—254. 1 Taf. (Z. C-Bl. III. p. 85).

Buehler, Protoplasmastructur in den Vorderhirnzellen der Eidechse. Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg. Bd. XXIX. 1895.

O. Bürger, Was sind die Attractionssphären und ihre Centralkörper? Anat. Anzeiger 1892. Nr. 7 u. 8.

Derselbe, Ueber Attractionssphären in den Zellkörpern einer Leibesflüssigkeit. In: Anat. Anz. Jahr. 6. 1891. p. 484—489. 7 Fig.

Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Bd. X. 1876.

Derselbe, Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandlungen des naturwissensch. medicinischen Vereins zu Heidelberg. N. F. IV. Bd. 5. Heft.

Derselbe, Ueber die Structur des Protoplasma. Verh. der deutschen zoolog. Gesellsch. zu Leipzig. 1891.

Carnoy J. B, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I. 1885.

Derselbe, La segmentation chez les nématodes. La Cellule. T. III. fasc. I. 1886.

A. Dehler, Beitrag zur Kenntniss vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzelle des Frosches. A. f. mikr. An. Bd. 46.

Dostojewsky, Eine Bemerkung zur Furchung der Eier der Ascaris megalocephala. Anat. Anzeig. Bd. III. Nr. 22.

Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jen. Z. 29.

Eismond, Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionssphären und der Centrosomen. Anatom. Anzeiger. 1894.

R. v. Erlanger, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. Biol. Centralblatt. Bd. 15. 1895. (Zool. Centralbl. II. p. 705. Autorreferat.)

Derselbe, Zur Befruchtung des Ascaris-Eies nebst Bemerkungen über die Structur des Protoplasmas und des Centrosomas. Vorl. Mitth. Zoologischer Anzeiger. XIX. 1896.

Derselbe, Neuere Ansichten über die Structur des Protoplasmas, die karyokinetische Spindel und das Centrosom. Zool. Centralbl. III. 1896.

Derselbe, Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47.

Derselbe, Die neuesten Ansichten über die Zelltheilung und ihre Mechanik. Zool. Centralbl. 3 Jhg. Nr. 2. p. 41—56. Mit 12 Fig. 1896.

G. W. Field, On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. Journal of Morphology. XI. 1895.

Fick, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Verhandlungen d. Anat. Gesellschaft in Göttingen. 1893. p. 120.

Derselbe, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 56. 1893.

W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen II, III. Arch. f. mikr. Anatomie XIX, XX, XXIX. 1880, 1881, 1887.

Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, II Theil. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVII. 1891.

Derselbe, Intercellularbrücken des Epithels und ihr Inhalt. Anat. Hefte. Heft XVII. (VI. Bd. Heft I.)

Derselbe, Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten und deren Attractionssphäre. A. f m. A. Bd. 37.

Derselbe, Zelle. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. III (1893). Bd IV (1894).

Derselbe, Zur Mechanik der Zelltheilung. A. f. mikr. An. Bd. 46.

A. van Gehuchten, Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Anat. Anz. II Jahrg. Nr. 25. 25. Nov. 1887.

Derselbe, Observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris meg. Tagebl. d. 60. Naturforscherversammlung zu Wiesbaden. 1887. pag. 250.

Häcker, Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verh. d. deutschen zoologischen Gesellschaft zu München. 1894.

Hansemann, Ueber Centrosomen und Attractionssphären in ruhenden Zellen. Anatomischer Anzeiger. 8. Jahrg. 1893. Nr. 2 und 3.

M. Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. Leipzig. Wilh. Engelmann. 1892.

Derselbe, Neue Untersuchungen üb. die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 43. 1894.

Derselbe, Cytomechanische Studien. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen. I. Bd. 4 Heft. 1895.

H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten I, II, III. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. 50, 51, 54. 1890, 1891, 1892.

Derselbe, Ueber plasmatische Strahlungen. Verhandl. d. deutschen Zoolog. Gesellschaft in Leipzig. 1891.

Henneguy, Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journ. de l'Anatomie. XXVII année.

Herla V., Etudes de variations de la mitose chez l'Ascaride Mégalocephale. In: Arch. Biol. T. 13. 1895. p. 423—520. 6 Tafeln.

Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIV. 1889.

Derselbe, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVII.

O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.

Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIV. 1890.

R. Hertwig, Ueber Befruchtung und Conjugation. In: Verh. deutsch. Zool. Ges. Berlin 1892. p. 95—113.

Derselbe, Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. d. Gesellsch. für Morphol. und Physiol. München 1895.

M. D. Hill, Notes of the fecundation of the Egg of Sphaerechinus granularis, and on the Maturation and fertilisation of the Egg of Phallusia mammillata. The quarterly journal of microscopical science. 1895.

Korschelt, Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Z. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.

Kostanecki, Ueber die Schicksale der Centralspindel bei karyokinetischer Zelltheilung. Anatomische Hefte. 1892.

Derselbe, Badania nad zapłodnionemi jajkami jezowców. Rozprawy Wydziału matem.-przyrodn. Akademii Umiejętności w Krakowie 1895. Deutsches Referat: Untersuchungen an befruchteten Echinodermen-Eiern im Anzeiger der Akademie d. Wissenschaften in Krakau. 4. Juni 1895.

K. Kostanecki und A. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. A. f. mikr. Anatomie. Bd. 47. 1896.

Kostanecki, Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigelei. Anatom. Hefte. Bd. VII. Heft 2. 1896.

Kultschitzky N., Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megaloceph. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXI.

Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. A. f. mikr. An. Bd. 46.

E. L. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bulletin of the museum of comp. Zool. at Harward College Cambridge. Vol. VI. 1881.

A. D. Mead, Some observations on maturation and fecundation in chaetopterus pergamentaceus. Cuv. Journal of Morphology. Vol. X. Nr. 1. Boston, Janner 1895.

Meves, Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1894.

Derselbe, Ueber die Zellen des Sesambeins in d. Achillessehne des Frosches (Rana temporaria) und über ihre Centralkörper. Arch. f. mikr. An. Bd. 45. 1895.

Oscar Meyer, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 29. 1895.

Mitrophanow, Contributions à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XI. H. 7. 1894.

Niessing, Zellenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Platner, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

Prenant, Le corpuscule central d'E. van Beneden dans les cellules séminales de la Scolopendre. Comptes rend. de la société de Biologie. 1892.

Derselbe, Sur le corpuscule central. Bulletin de la société des sciences de Nancy. 1894.

Derselbe, Contribution à l'étude de la division cellulaire. Archives de Physiologie. 1892.

Derselbe, L'origine du fuseau achromatique nucléaire dans les cellules séminales de la scolopendre. Comptes rendus de la soc. de Biol. 1892.

Rabl, Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch. Bd. X. 1885.

O. vom Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XL.

Derselbe, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea. Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Z. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.

Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Z. f. wiss. Zool. Bd. 57.

Rawitz, Centrosom und Attractionssphäre in den ruhenden Zellen des Salamanderhodens. A. f. mikr. Anat. Bd. 44.

Derselbe, Untersuchungen über Zelltheilung. A. f. m. An. Bd. 47. Heft 2.

F. Reinke, Zellstudien I, II., Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 43, 44. 1894.

Derselbe, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsber. d. königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, physik.-mathem. Klasse. 20. Juni 1895.

Rompel, Kentrochona Nebaliae, ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und dem Centrosoma. Z. f. wiss. Zool. Bd. 58. 1894.

Rückert J., Die Befruchtung des Selachiereies. Anatomischer Anzeiger. Bd. VI. 1891.

Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei den Selachiern. Anat. Anzeiger. Bd. VII. 1892.

Derselbe, Zur Befruchtung von Cyclops strenuus. Anat. Anzeiger. Bd. 10. 1895. Nr. 22.

Sala, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruch-

tung des Eies von Ascaris megalocephala. Arch. für mikroskop. Anatomie. 1895.
G. Schloter, Zur Morphologie der Zelle. A. f. mikr. Anat. Bd. 44.
Siedlecki, O budowie leukocytów jaszczurów i podziale ich jader. Rozprawy Wydziału przyrodniczo-matematycznego Akademii Umiejętności w Krakowie 1895. T. 2.
Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
Derselbe, Die Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Anatom. Anzeiger. Bd. XI. 1895.
O. Van der Stricht, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bulletin de l'Acad. roy de Belgique. T. XXIII, 1892.
Derselbe, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchi. Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft auf der Versammlung in Strassburg 1894. Fischer, Jena.
Derselbe, La maturation et la fécondation de l'oeuf d'amphioxus lanceolatus. Bulletin de l'académie royale de Belgique. 3 ser. T. XXX. 1895.
Derselbe, Le premier amphiaster de rebut de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Bibliographie anatomique Nr. 1. 1896.
Derselbe, Anomalies de la formation de l'amphiaster de rebut. Bibliographie anatomique Nr. 1. 1896.
Vialleton, La division indirecte des cellules. Revue scientifique 1892.
Vejdovsky, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I. Reifung, Befruchtung und Furchung des Rhynchelmis-Eies. Prag 1888.
Waldeyer, Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXII. 1888.
Derselbe, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsch. med. Wochenschr. 1895.
Wasielewsky V., Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
Watasé, Homology of the Centrosome. Journ. of Morphology V. 8. 2.
W. M. Wheeler, The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum. L. Journal of Morphology. Vol. X. Nr. 1. Boston, Janner 1895.
E. B. Wilson and A. P. Mathews, Maturation, fertilization and polarity in the echinoderm egg. New light on the „quadrille of the centers." Journal of Morphology. Vol. 10. Nr. 1. 1895.
E. B. Wilson, Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journal of morphology. XI. 1895.
Zacharias, O., Ueber die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Zool. Anzeiger. X. Jahrg. Nr. 247. 28. März 1887.
Derselbe, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. bei Ascaris megalocephala. Arch. für mikr. Anat. Bd. 30. 1887.

Derselbe: Die Befruchtungserscheinungen am Ei von Ascaris megaloceph. Anat. Anz. II. Jahrg. Nr. 26. 1. Dec. 1887.
Derselbe: Ueber Abtötung und Färbung der Eier von Ascaris megaloceph. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 1. 1. Jan. 1888.
Derselbe: Ueber Abweichungen vom Typus bei Konjugation der Geschlechtskerne. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 2 u. 3. 18. Jan. 1888.
Ziegler: Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhandl. der deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Strassburg. 1895.
Zimmermann: Studien über Pigmentzellen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXXI.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X und XI.

Fig. 1—25. Schnittpräparate von Ascar. megaloceph. Zeiss-Apochromat. homog. Immers 2,00—1,30, Oc. 6.

Fig. 1. Befruchtetes Ei. Sublimat. Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 2. Befruchtetes Ei. Sublimat. Eisen-Hämatoxylin. Von den Geschlechtskernen ist nur einer im Schnitte zu sehen.

Fig. 3. Befruchtetes Ei. Alcohol. Sublimat. Acid. aceticum glaciale. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 4. Befruchtetes Ei. Sublimat. Alcohol. Acidum aceticum glaciale. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Einer von den Geschlechtskernen ist nur angeschnitten. Von der dicentrischen Strahlung ist nur ein Pol zu sehen.

Fig. 5. Befruchtetes Ei. Alcohol. Sublimat-Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 6. Befruchtetes Ei. Sublimat. Eisen-Hämatoxylin. Die beiden protoplasmatischen Höfe liegen nicht in einer Ebene, weswegen der tiefer gelegene in der Zeichnung blasser wiedergegeben ist.

Fig. 7. Alcohol absolutus. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Eine von den beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 8. Wie Fig. 7.

Fig. 9. Alcohol absolut. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Haematoxylin. Befruchtetes Ei.

Fig. 10. Wie Fig. 9.

Fig. 11. Alcohol absolutus. Sublimat. Acid. acet. glaciale. Eisen-Hämatoxylin. Eine von den beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 12. Alcohol. Sublimat. Eisessig. Bordeaux - Eisen - Hämatoxylin. Eine von den drei ersten Furchungskugeln.

Fig. 13. Alcohol absol. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Zwei von den drei ersten Furchungskugeln. In der einen ist nur ein Polkörper mit der Strahlung zu sehen.

Fig. 14. Alcohol abs. Subl. Eisessig. Eisen-Hämatoxylin. Eine von den drei ersten Furchungskugeln.

Fig. 15. Alc. abs. Subl. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. Eine von den drei ersten Furchungskugeln.

Fig. 16. Alc. abs. Sublim. Eisessig. Eisen-Hämatoxylin. Stadium von vier Furchungskugeln.

Fig. 17. Alc. abs. Sublimat. Eisessig. Eisen - Hämatoxylin. Stadium von vier Furchungskugeln. Drei Furchungskugeln so angeschnitten, dass nur ihre Polkörper nebst Strahlung zu sehen sind.

Fig. 18—25. Alc. abs. Sublimat. Eisessig. Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin. In den Zeichnungen sind die einzelnen Theile in der Farbe wiedergegeben, in welcher sie im mikroskopischen Bilde erschienen.

Fig. 18. Befruchtetes Ei mit einfachem protoplasmatischen Hof und einfachem Centralkörper.

Fig. 19. Befruchtetes Ei. Die beiden Geschlechtskerne zu einem gemeinsamen Furchungskerne verschmolzen.

Fig. 20, 21 und 22. Befruchtete Eier.

Fig. 23. Die beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 24. Die beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 25. Die beiden ersten Furchungskugeln.

Fig. 26, 27, 28, 29, 30, 31. Nach Eiern in toto gezeichnet. Sublimat. Böhmersches Hämatoxylin. Glycerin. Zeiss. Homog. Immers. 2,00, 1,30. Oc. 4.

Fig. 32, 33, 34, 35. Ascaris megalocephala. Nach Eiern in toto gezeichnet. Alcoh. abs. Sublim. Eisessig. Böhmersches Hämatox. Glycerin. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2,00, 1,00. Oc. 4.

Fig. 36—47. Physa fontinalis. Schnittpräparate. Salpetersäure. Eisen-Hämatoxylin. Entworfen mit Seibert. Apochrom. homog. Immersion 2,00—1,30. Oc. 4. Die Details untersucht mit Zeiss Apochr. homog. Immers. 2,00—1,30. Oc. 4 und 6.

Fig. 36. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der zweiten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und Centralkörper. Die Strahlen deutlich mikrosomal.

Fig. 37. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der zweiten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und Centralkörper.

Fig. 38a. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der zweiten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und Centralkörper. Die Strahlen verlaufen zum Theil gebogen.

Fig. 38b. Ein Stück desselben Präparats unter stärkerer Vergrösserung. (Zeiss Apochr. homog. Immers. 2,00—1,30. Ocul. 8).

Fig. 39. Befruchtetes Ei. Die zum inneren Pol der ersten Richtungsspindel zugehörige Strahlung mit Mikrosphäre und zwei Centrosomen. Ausserdem die Chromosomen des betreffenden Diasters.

Fig. 40. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei mit erstem Richtungskörper, zweiter Richtungsspindel im Muttersternstadium. Am inneren Pol Mikrosphäre, die einfache Spermastrahlung vom Spermakern entfernt.

Fig. 41. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei mit erstem Richtungskörper, zweiter Richtungsspindel (die Chromosomen im Muttersternstadium nicht eingezeichnet). An beiden Polen Mikrosphäre, Spermastrahlung mit zwei Centrosomen, welche durch eine minimale Centralspindel verbunden sind. Die Strahlen der Richtungsspindel sowie der Spermastrahlen sind deutlich mikrosomal.

Fig. 42. Befruchtetes Ei. Reconstructionsbild. Erste Richtungsspindel. Die Spermastrahlung weit vom Spermakern entfernt. Zwei Centrosomen mit deutlicher Centralspindel.

Fig. 43. Befruchtetes Ei. Nach einem Schnitt gezeichnet. Oben innerer Pol der zweiten Richtungsspindel mit Mikrosphäre um den Centralkörper. Unten Spermastrahlung mit einfachem Centralkörper.

Fig. 44. Reconstructionsbild. Befruchtetes Ei. Die beiden Geschlechtskerne berühren sich. Doppelte Strahlung.

Fig. 45. Befruchtetes Ei. Nach einem Schnitt gezeichnet. Spermakern mit dem einen Pol der doppelten Strahlung.

Fig. 46. Nach einem Schnitt gezeichnet. Die beiden Geschlechtskerne berühren sich. In der Kopulationsebene zu beiden Seiten der Geschlechtskerne minimale Strahlung mit winzigen Centralkörpern. Oben zwei Richtungskörper.

Fig. 47. Fünf Furchungskugeln von Physa fontinalis im Blastulastadium. Böhmer'sches Hämotoxylin. In den drei grösseren Zellen neben dem Kern Strahlung, in der mittleren Zelle einfach, in den beiden seitlichen doppelt.

Fig. 48 und 49. Leukocyten aus der lymphatischen Randschicht der Leber von Salamandra maculosa. Sublimat mit Salpetersäure. Bordeaux-Eisen-Hämatox. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2,00, 1,30. Entworfen mit Ocular 12. Untersucht mit Ocular 6.

Fig. 50. Leukocyt aus der Milz von Proteus. Sublimat mit Salpetersäure. Bordeaux-Eisen-Hämatox. Zeiss. Apochr. homog. Immers. 2,00, 1,30. Entworfen mit Ocular 12. Untersucht mit Ocular 6.

(Aus dem I. anatomischen Institut (Prof. Waldeyer) zu Berlin.)

Einige Bemerkungen über die Neuroglia und Neurogliafärbung.

Von

Dr. **Bernhard Pollack.**

Als im November 1895 Carl Weigert's Werk über die Neuroglia[1]) erschien, war es klar, dass dasselbe allseitig die grösste Aufmerksamkeit erregen musste, nicht allein wegen des Namens des Autors, nicht allein wegen des Umstandes, dass es bekannt war, mit welch' heissem Bemühen Weigert sieben lange Jahre allein der einen Aufgabe gewidmet, sondern hauptsächlich deshalb, weil die Neuroglia ein Schmerzenskind der Anatomen und Neurologen darstellte, über dessen Bau, Wesen und Funktion positiv befriedigende Ergebnisse bisher nicht gezeitigt worden waren.

Dass viele Interessenten nunmehr an der Hand der Weigert'schen Ergebnisse in eine Prüfung der so interessanten Frage eintraten, war nur natürlich, was indessen verwunderlich erscheinen kann, ist der Umstand, dass nach mehr als $^3/_4$ Jahren noch keine weitere Arbeit, die an Weigert anschliesst, publicirt worden ist.

Für dieses in unserer so schnell publicirenden Epoche gewiss bemerkenswerthe Factum sind wohl aber gewichtige Gründe nicht allzu schwer zu finden. Die Vorbedingung zur Anwendung der Färbungsmethode: das menschliche Material, ist stets nur unter besonders günstigen Umständen frisch zu erhalten, und nur an ganz frischem Material ist ein guter Erfolg zu erzielen; 16 Stunden post mortem dürfte die Grenze für die Erreich-

---

1) Beiträge zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia von Prof. Dr. C. Weigert. Frankfurt a. M. In Commission bei M. Diesterweg.

barkeit guter Färbungsresultate sein; diese Empfindlichkeit der normalen Neuroglia ist uns bereits mehr oder minder seit Virchow's Entdeckung bekannt. Für das Nervensystem der Thiere, welche man zu Experimenten benutzen könnte, ist die Methode noch nicht gut anwendbar, hauptsächlich jedoch dürfte es noch die Schwierigkeit der „der mathematischen Sicherheit" noch entbehrenden Methode sein, welche in Betracht kommt, und in der That werden wohl darin die Ansichten übereinstimmen, dass es in der Färbetechnik wenig andere, ebenso schwere Methoden gibt.

Hat man nun bei jeder einzelnen der vielen Etappen reichlich Gelegenheit zu straucheln, so erscheint es andererseits um so bewunderungswerther, wie Weigert seine Methode in ihrer grossen Complicirtheit Schritt für Schritt durch zielbewussteste Experimente und Ueberlegungen unabhängig eigentlich vom glücklichen Zufall abgerungen und combinirt hat. Nachdem nun Weigert lange Jahre an seine Arbeit verwandte, darf er wohl auch verlangen, dass jüngere Kräfte wenigstens wochen- oder monatelang sich um die Nachprüfung, um Aneignung der Technik bemühten, und wer sich nicht durch die anfangs wohl jedem beschiedenen Misserfolge, die hier besonders viele Ursachen haben können, abschrecken liess, erzielte wohl auch endlich doch Resultate und Bilder, welche den schönen Zeichnungen beinahe gleichen, die das Werk von des Autors eigner Hand schmücken. Für jede Färbung des Nervensystems muss man ja besondere Studien machen; aber es gewährte mir auch Freude, im Laufe von Wochen und Monaten allmählich immer mehr und mehr meine Präparate sich vervollkommnen zu sehen.

Die nicht genug zu schätzende Bedeutung der neuen Methode liegt meiner Ansicht nach darin, dass sie für die Pathologie gesucht und gefunden wurde. Dies ist nach mehreren Richtungen hin bedeutsam; denn erstens erweitern wir dadurch unsere Kenntniss und Erkenntniss des Wesens der betreffenden pathologischen Vorgänge, von denen wir bisher entweder sehr mangelhafte oder (nach Weigert's Ergebnissen) falsche Vorstellungen hatten. Zweitens ergänzen wir an der Hand pathologischer Befunde auch die Kenntniss der normalen Gestaltung und Anordnung. Drittens vermehren wir unsere Kenntniss der physiologischen Bedeutung und Viertens erweist sich die Wei-

gert'sche Methode sicherer und zuverlässiger gerade dort, wo es sich um die Darstellung pathologisch vermehrter Substanz handelt.

Zu Punkt II eine Erklärung: Was normaler Weise vorhanden ist oder vorhanden sein soll, das vermögen wir dann am sichersten zu controlliren, wenn wir die Figuration bei krankhaften Processen mit den als regulär betrachteten compariren. Eine einseitig rein anatomische Prüfung führt nur zu oft zu Ergebnissen, welche durchaus nicht der Wahrheit zu entsprechen brauchen; es wäre ja merkwürdig, wenn z. B. ein Anatom erklären wollte, dass ihn das Leid der Physiologen und Pathologen nicht rühre, welche eben eine andere Figuration annehmen mussten als er sie nachweise, und dass der Kliniker sich einfach mit den rein normal-anatomischen Befunden abfinden müsse. Da haben denn manche Färbungsmethoden gründlich Wandel geschaffen, und gerade erst durch gewisse Postulate der Pathologen und Kliniker, welche sich als logisch und nothwendig ergaben, gelangte man zu richtigerer Kenntniss der normalen Architectonik. Es genügt wohl hier nur beispielsweise daran zu erinnern, welche neuen Aufschlüsse unser Wissen bei dem Centralnervensystem der für pathologische Veränderungen so unvergleichlich wichtigen, classischen Weigert'schen Markscheidenfärbung und der Marchi'schen Methode verdankt.

Und wenn beispielsweise der Ophthalmologe und Physiologe für den Nervus opticus ungekreuzte Fasern und sogar Bündel supponiren muss, so wird die normale Anatomie mit ihren negativen Befunden dies auf Grund der bisherigen Methoden nicht mit Sicherheit abstreiten dürfen.

Ein ferneres wichtiges Moment der Weigert'schen Neurogliafärbung liegt nun darin, dass sie in electiver Weise färbt und dasjenige, worauf es ankommt, positiv darstellt, zwei Punkte, welche bei so vielen anderen Tinctionen nicht erfüllt werden.

Durch diese Eigenschaften nun steht die Methode in wohlthuendem Gegensatz zu der sonst so vorzüglichen Golgi-Cajal'schen, aber auch noch durch andere, die Färbung wie die Ergebnisse betreffende.

Golgi's Methode ist bislang nur für Thiere und hauptsächlich embryonales Gewebe, — Weigert's für den Menschen anwendbar.

Golgi färbt nur einige Zellen, — Weigert alle Kerne und Fasern.

Golgi stellt nur die Form und Verzweigung mittelst seiner Deckfarbe dar und ergibt durch letztere eine Silhouette, ein vergrössertes Trugbild, — Weigert zeigt die natürliche Form und Grösse und auch den Inhalt des Kernes.

Golgi unterscheidet nur Zellen mit Fortsätzen, — Weigert weist den Zellleib resp. -Kern als völlig differenzirt von dem Hauptbestandtheil, den Fasern, nach.

Golgi färbt ausser der Neuroglia auch das nervöse Gewebe, Weigert nur die Neuroglia (wenigstens in der betreffenden Farbe), und hieraus erklärt sich auch die Folgerung, dass Golgi-Cajal wie die meisten Anatomen der Neuroglia eine nervöse Function zuschreibt, während Weigert dies (wie Ranvier) absolut leugnet.

Dieser letztere Punkt der Function und Bedeutung ist nun wohl derjenige, um den sich die Hauptfrage: „nervös“ oder „nicht nervös“, dreht. Was freilich Weigert zur Stütze seiner Ansicht beibringt, scheint so schlagend und zwingend, dass es wenigstens durch die Gegenbeweise oder richtiger Hypothesen Ramòn y Cajal's[1]) nicht erschüttert werden kann. Weigert und mit ihm viele Pathologen fassen die Neuroglia als eine „Stützsubstanz“ auf; nach der Anhäufung um den Centralcanal und peripher unter der Pia mater der Medulla spinalis, also an zwei innen resp. aussen frei liegenden Stellen kann man auch an eine Schutzvorrichtung denken. Cajal nun, welcher energisch für die activ nervöse Function seiner „Neurogliazellen“ eintritt, äusserst sich dahin, dass er es als „trivial“ und „unnütz“ bezeichnen müsse, der Neuroglia die Rolle einer Stützsubstanz zu vindiciren. Was aber setzt er dafür ein? Er trennt zunächst die Glia der weissen von der grauen Substanz ab und sagt dann, dass er sich die Neuroglia der grauen Substanz als einen „Isolir- und Schaltapparat der Nervenströme“ vorstelle. Diese „Nervenströme“ müssen wir doch wohl in „leitenden Fasern“, also den Axencylindern, annehmen. Werfen wir nun einen Blick auf Cajal's Hypothese, welche selbst kaum im ersten Momente etwas Blendendes oder Electrisirendes haben kann.

1) Ramòn y Cajal im Archiv f. Anat. u. Physiol. 1895 p. 374 ff.

Wenn ich die Bezeichnung „Isolirapparat für Nervenströme“ richtig verstehe, so stellt sich Cajal das etwa so vor, wie in einer electrischen Leitung die Leitungsdrähte (Axencylinder) umgeben sind von Isolirdrähten (Neuroglia). (Von den Markscheiden wollen wir hier ganz absehen.) Er nimmt also einen physiologischen Causalnexus, bestimmte Beziehungen zwischen beiden an.

Stellen wir uns nun vor: Axencylinder sind zu Grunde gegangen, also ihre „Leitung“ wäre geschwunden, sie sind ausser Action gesetzt und daher der Atrophie verfallen: dann braucht auch nichts zu existiren, was eine gar nicht mehr bestehende Leitung isolirte, die Neuroglia hätte danach ihre Berechtigung verloren, müsste nun nach dem Grundgesetz der Pathologie, dass Unthätigkeit = Tod ist, auch schwinden. Was jedoch geschieht in Wirklichkeit? Die Nervenmasse ist geschwunden, aber die Neuroglia wuchert und zwar raumausfüllend in der Richtung der Fasern, welche verloren gegangen sind; das dürfte niemals der Fall sein, wenn durch den Tod der Nervenfasern auch der „active Isolirapparat“ seine Berechtigung eingebüsst hätte. Auch die Frage, ob die Neuroglia ein nervöses oder nicht nervöses Gewebe sei, scheint hiermit gelöst; denn hat man sonst je gehört, dass verloren gegangenes, nervöses Gewebe des Centralnervensystems ersetzt wurde durch ein histogenetisch verschiedenes und functionell auch activ nervöses?

Das Weigert'sche Gesetz, dass wenn eine Nervenzelle oder -faser von einer Noxe getroffen wird und regressive Veränderungen erleidet, dann die umgebende Glia progressive Alteration erfährt, scheint nunmehr unanfechtbar und sichergestellt, und dieses Gesetz verdanken wir der Methode der Neurogliafärbung.

Was diese Färbung selbst betrifft, so ist es sehr wichtig, alle Proceduren möglichst ohne Unterbrechung und genau in vorgeschriebener Weise zu machen: die Logik der einzelnen Färbungsphasen ist eine bewundernswerthe und je mehr man herum experimentirt, desto schlechter werden die Resultate; warnen möchte ich besonders davor, die Schnitte in Alcohol zu legen, denn die Färbung der so ausserordentlich empfindlichen Neuroglia misslingt dadurch fast völlig. Dass das Material möglichst frisch sein muss, ist, wie schon oben bemerkt, hier noch mehr als bei anderen Methoden geboten. Eine Merkwürdigkeit freilich, welche mir auffiel, sei hier erwähnt. Ich war in der Lage, u. A.

auch überlebendes menschliches Material zu benutzen, nämlich resecirte Opticusstücke, welche ich Herrn Geh. Rath Schweigger verdanke. Ich habe an diesem ganz frischen Material, welches im Moment seiner Gewinnung direct in Formol resp. die Kupferchromalaunessigsäure-Lösung kam, bisher keine irgendwie brauchbare Färbung erzielen können. Hierfür vermag ich noch keine beweisenden Gründe beizubringen und ich behalte mir vor, dies nach noch weiteren Nachprüfungen zu thun.

Ueber den Werth und die bisherigen Grenzen der Methode ist bereits das kritischste Urtheil gefällt: von Weigert selbst, welcher mit klarster Selbstkritik eigentlich schon alles gesagt hat, was sich dabei sagen lässt. In einem kleinen Punkte aber möchte ich noch etwas erwähnen. Bei einem Falle von Syringomyelie versuchte ich die Neurogliamethode, nachdem das Rückenmark bereits fast 3 Jahre in 2 % Kal. bichrom. Fixirung verweilt; trotz dieser unvorschriftsmässigen Vorbehandlung wurde eine schöne Darstellung der in den zerstörten Goll'schen Strängen gewucherten Glia erzielt (die proliferirten Gliafasern stellten sich auf dem Querschnitt als Punkte dar und von Gliakernen war so gut wie nichts zu sehen); diese hier noch erzielte Färbung deutet vielleicht darauf hin, dass die „pathologische" Neuroglia weit widerstandsfähiger und leichter färbbar ist, als die normale. Freilich kommt ein wesentlicher Factor hinzu, das ist die massenhafte Anhäufung der Faserbündel, und wir wissen ja, dass die Färbung um so leichter gelingt, je grösser die Anzahl der zusammenliegenden, zu färbenden Elemente ist — ein neuer Beweis für den Werth dieser „pathologischen" Färbung.

Erwähnt sei endlich noch, dass ich in einem Falle von Kachexie bei einem alten Manne eine sehr starke Vermehrung der Neuroglia in den ganzen Hintersträngen beobachtete. Dass im Uebrigen das eine oder andere noch vollkommener in der Methode werden dürfte, z. B. die Sicherheit der Tinction und ihre Haltbarkeit, ist richtig; nach meinen bisherigen Erfahrungen will es mir aber scheinen, als ob die Anwendung einer „doppelten Methode" (nach dem Vorgange Cajal's bei der Golgi'schen Methode) hier Abhülfe schaffe; die normalen Präparate, welche ich nach dem Schneiden ein zweites Mal auf 2—3 Tage in die Kupferchromalaun-Flüssigkeit gebracht und dann erst reducirt hatte, sind wenigstens meine besten, und sie haben sich auch noch

jetzt nach 5 Monaten gut gehalten. Auch dient ein doppeltes Färben zur Vervollkommnung der Resultate ebenso, wie es Weigert schon selbst bei seiner von ihm modificirten Markscheidenfärbung angegeben.

Angesichts des Umstandes aber, dass wir des Thierexperimentes nicht entrathen können, da wir ja am Menschen keine Versuche mit experimenteller Degeneration anstellen können, erscheint mir die Anwendbarkeit auf das thierische Nervensystem als das nächste Postulat dieser hochbedeutsamen Methode.

Berlin, den 20. Juli 1896.

(Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.)

Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung.

Von

Julius Plato.

Hierzu Tafel XII.

Angeregt durch ein Präparat vom Testikel des Ebers, welches ich der Güte des Herrn Prosector Dr. Martin Heidenhain, Privatdocenten zu Würzburg, verdankte, entschloss ich mich im Wintersemester 1894—95 zu dem Versuche, die Frage nach der Bedeutung der unter den widersprechendsten Angaben in der Litteratur und den Lehrbüchern behandelten sog. Zwischensubstanz mit Hülfe neuerer Methoden der Entscheidung näher zu bringen. — Mit den ersten Vorarbeiten beschäftigt, wurde ich durch äussere Umstände an der Fortsetzung meiner Studien verhindert, die ich erst ein Jahr später, um Weihnachten 95, im II. anatomischen Institute zu Berlin wieder aufnehmen konnte.

Meiner ursprünglichen Absicht entsprechend, verschaffte ich mir aus dem hiesigen Centralviehhofe unter allen Vorsichtsmaassregeln Schweineembryonen aus allen Entwicklungsstadien. Allein so leicht dieses Material zu beschaffen war, so wenig entsprach es den Anforderungen an Frische, die ich in Anbetracht meines Arbeitsplanes, der mir die Perspektive auf cellularhistologische Studien eröffnete, an dasselbe stellen musste. — So wählte ich denn ein schwieriger zu beschaffendes, aber genauer kontrollirbares Material, den Testikel des Katers, der hinsichtlich der Mächtigkeit seiner Zwischensubstanz etwa an dritter Stelle in der Reihe der Säuger steht.

Meine Untersuchungen sind nun keineswegs beendigt, und ich möchte den vorliegenden Blättern mehr den Charakter einer ersten Mittheilung, als den einer in allen Theilen abgeschlossenen Arbeit geben. — Bevor ich jedoch an die Mittheilung von Befunden gehe, die einiges Licht in das Dunkel der angeregten Frage zu werfen geeignet zu sein scheinen, sei mir eine kurze Besprechung der einschlägigen Litteratur gestattet.

Entdeckt wurden die interstitiellen Zellen beim Menschen von Koelliker (1), der sie der Gruppe der bindegewebigen Elemente zuzählt.

Sehr genau hat sie Henle (2) beschrieben, der sie nicht für bindegewebige Elemente hält, sich jedoch über die Natur oder Bedeutung derselben nicht klar geworden ist.

Einige Jahre später erschien das Lehrbuch Leydig's (3), der die interstitielle Substanz zum ersten Male zum Gegenstand einer vergleichend-anatomischen Studie machte. Leydig findet bei allen untersuchten Säugethieren im Bindegewebe zwischen den Samenkanälchen „eine zellenartige Masse,“ welche bei einigen Thieren die Samenkanälchen selbst von allen Seiten umgiebt, während sie bei anderen weniger stark entwickelt ist. — Er hält diese Elemente für fett- und pigmenthaltige Bindesubstanzzellen.

Ludwig und Tomsa (4) lassen die Lymphbahnen zwischen den interstitiellen Zellen entstehen und bemerken zur Natur dieser Elemente dann nur ganz kurz: Es „gehen von den Adventitien der Blutgefässe zahlreiche fibrilläre Fortsätze ab . . . die Anschwellungen, welche die Fibrillen zeigen, müssen auf dieselbe Weise wie oben gedeutet werden, als Stücke von schief

abgeschnittenen Gefässwänden und als eingelagerte zellenartige Körper".

Ebner (5) bespricht ebenfalls die Beziehungen der Zwischensubstanz zu den Blutgefässen beim Hund, dem Kater, dem Kaninchen und dem Menschen. Er beschreibt die Zellen als von unregelmässiger, polygonaler Form, mit scharf conturirtem Kerne und einem deutlichen Kernchen, und namentlich bei alten Individuen sehr pigmentreichem Inhalt. Er schliesst sich im übrigen der Ansicht Koelliker's und Leydig's an, „dass diese Zellengruppen eine besondere Art von Bindegewebe darstellen.

Hofmeister (6) spricht von Zellen „epithelialen Charakters", die unabhängig seien von der Richtung der Blutgefässe. — Von hohem Interesse sind die entwicklungsgeschichtlichen Angaben dieses Autors, welcher bei einem 4monatlichen Menschenfoetus $^2/_3$ des ganzen Parenchyms von der interstitiellen Substanz eingenommen fand. Später schwindet dieselbe nach seinen Angaben, bis sie bei einem 8jährigen Knaben nur etwa $^1/_{10}$ des Volums beträgt, um in der Periode der Geschlechtsreife eine erneute Vermehrung zu erfahren. Beim 24 Jahre alten Manne ist die Zwischensubstanz stark entwickelt und die Zellen enthalten meist Fett und Pigment. — Das Fett fehlt nach Angabe dieses Autors selten. — Ausserdem glaubt Hofmeister innerhalb ein und derselben Zelle ein antagonistisches Verhalten zwischen Fett und Pigment konstatiren zu können und denkt an genetische Beziehungen zwischen beiden Substanzen. Der Verfasser untersuchte dann noch eine Anzahl Säugethiere und fand „bei zahlreichen Verschiedenheiten in morphologischen Eigenschaften und Anordnung der Zwischenzellen allenthalben übereinstimmende chemische Reaktionen". In keinem funktionirenden Hoden seiner Untersuchungsreihe fehlte das Fett der interstitiellen Zellen. — Bezüglich der Natur dieser Elemente steht Hofmeister auf dem Standpunkte Kölliker's, Leydig's und Ebner's, ja er glaubt sogar alle Uebergangsformen zwischen fixen Bindegewebszellen und typischen interstitiellen Zellen nachweisen zu können. Nur beim Eber und beim Hengst sollen die beiden Gewebsarten unvermittelt nebeneinander bestehen.

Mihalkowicz (7) empfiehlt zu Untersuchungen der Zwischensubstanz den Katerhoden. Er findet dort die Substanz in

Form von „Drüsengängen" und glaubt, dass wie beim Kater, so bei allen Thieren das eigentlich Charakteristische der Zwischenzellen das Fett sei, welches er selbst noch im Hoden eines ganz ausgehungerten Hundes erhalten findet.

Ganz isolirt mit seiner Ansicht steht Harwey (8), welcher in den interstitiellen Zellen nervöse Gebilde, „ein eigenthümliches, ausserordentlich reichhaltiges Beispiel von mit Zellen versehenen, kernhaltigen vasomotorischen Nervenfasern" sieht.

Waldeyer's (9) Bezeichnung als „Plasmazellen", welche besonders gerne Fett, theils in grossen, theils in kleinen Tropfen aufnehmen, fand dagegen eine allgemeinere Aufnahme in die Lehrbücher. Jedoch finden wir in einer neueren Arbeit dieses Autors (10) die Erklärung, dass die interstitiellen Zellen weder mit den Mastzellen Ehrlich's noch mit den Plasmazellen Unna's identisch seien, vielmehr eine besondere Zellenart darstellen.

In einer im Jahre 1879 erschienenen ausführlichen Arbeit Jacobson's (11), der auch die vorstehenden Literaturangaben z. Th. entnommen sind, finden wir dann noch die interessante Angabe, dass bei pathologischen Zuständen beim Hunde die interstitielle Substanz bis zum Verschwinden der Kanälchen vermehrt sei.

Die folgenden Jahre haben unsere Kenntnisse von der Bedeutung der Zwischensubstanz kaum wesentlich bereichert. In einer langen Reihe gerade in den 80er Jahren erschienener Arbeiten über die Entwicklung des Urogenitalsystems glaubten eine Anzahl von Autoren Anhaltspunkte genug zu finden, den alten widersprechenden Ansichten über die bindegewebige, peritheliale oder gar nervöse Natur besagter Zellen noch eine neue hinzuzufügen, dass nämlich die interstitiellen Zellen nichts anderes seien, als Rudimente eines embryonalen Organs. — Diese Ansicht verdient, wie ich, gestützt auf die Meinung eines neueren Autors (Hansemann l. c.) glaube, nur die Bezeichnung einer unwahrscheinlichen Hypothese, selbst vom Standpunkte der damaligen Zeit aus. — Einer Hypothese, da kein Autor diesen Ursprung zu beweisen vermochte, einer unwahrscheinlichen Hypothese, da sich wohl schwerlich ein rudimentäres Organ so innig und gleichmässig in ein funktionirendes einschalten möchte, und ausserdem die nicht widerlegten Angaben Hofmeister's über die Ver-

mehrung der Substanz im funktionirenden Hoden gegenüber dem ruhenden, die Bezeichnung als rudimentäres Organ schon damals als vollständig unhaltbar erscheinen lassen konnte.

Auch Nagels (12) Angabe, dass die interstitiellen Zellen erst bei einem 10 cm langen menschlichen Embryo auftreten, würde mit obiger Auffassung nicht in Einklang zu bringen sein.

Es schien mir nun im höchsten Grade wahrscheinlich, dass ein Organ, welches in den verschiedenen Entwicklungs- und Funktionsstadien des Hodens ein so verschiedenes Aussehen darbietet, zu der spezifischen Funktion dieser Drüse, der Bildung des Samens, in einer engeren Beziehung stehen müsse, als bisher angenommen wurde, und dass die in der Literatur zerstreut aufzufindenden widersprechenden Angaben über Anhäufung, Aussehen und Inhalt der interstitiellen Zellen bei ein und demselben Thiere eben darauf zurückzuführen seien, dass den verschiedenen Autoren bald in voller Funktion begriffene, bald nicht oder wenig funktionirende Hoden vorgelegen haben.

Ich war schon zu bestimmten Resultaten gelangt, als mir zwei neuere Arbeiten über meinen Gegenstand zugänglich wurden, die mich in meiner Auffassung nur bestärken konnten.

Hansemann (13) machte die interessante Entdeckung, dass der Hoden des Murmelthieres bei ruhender Spermatogenese im Zustande des Winterschlafes keine intertistielle Zellen zeigt, während ein sich sehr wild gebärdendes Thier 2 Monate nach Beendigung des Winterschlafes in der thätigen Drüse die interstitielle Substanz in einer an ein grosszelliges Sarkom erinnernden Mächtigkeit aufweist. — Während die interstitiellen Zellen im funktionierenden Hoden des normalen Menschen nach den Angaben dieses Autors kaum aufzufinden sein sollen, konstatiert er eine Vermehrung bei Tuberculose, Krebscachexie und syphilitischer Kachexie, „ohne sonstige Betheiligung des Hodens,“ und eine Vermehrung höchsten Grades bei perniciöser Anämie und bei einem Potator. Nach einer längeren Erörterung über die Bedeutung dieser Zellen für die Geschwulstbildung, kommt der Verfasser dann zu dem Schlusse, dass wir in denselben ein bestimmtes Organ mit veränderlicher physiologischer Funktion zu sehen haben.

Reinke (14) untersuchte den Hoden eines 25jährigen Hingerichteten und fand dort — im Gegensatze zu den Angaben

Hansemann's — eine reichlich entwickelte Zwischensubstanz, ähnlich wie sie Henle (a. a. O.) beschreibt. Der Verfasser stellt mit der Weigert'schen Fibrinfärbung in Alcoholpräparaten „in den interstitiellen Zellen eine grosse Menge von intensiv färbbaren Körpern“ dar, „die grosse Aehnlichkeit mit Krystallen haben“. Er bezeichnet sie als „eiweissartige Krystalloide“, die in allen kräftigen Hoden mit Spermabildung anzutreffen seien, dagegen vermisst werden bei einem 15järigen Jungen und einem 65jährigen Manne, deren Hoden keine Spermatogenese zeigen. Der Verfasser glaubt, dass dieser Befund „vielleicht in Zukunft im Stande sein wird, auf die richtige Spur zu führen“.

Um meinen Untersuchungen keine allzu breite Basis zu geben, beschränkte ich mich vorerst im wesentlichen auf das Studium des funktionirenden Katerhodens und richtete mein Augenmerk vor allem auf den wesentlichen Inhalt der Zwischenzellen, auf das von allen Autoren übereinstimmender Weise in denselben angetroffene Fett.

Das für meine Zwecke beste Fixationsmittel fand ich in dem Hermann'schen Platin-Osmiumgemisch (1 % Platinchlorid 15, 2 % Osmiumsäure 4, Eisessig 1 Th.), welches ich in folgender Weise verwende: Dem chloroformirten, noch lebenden Thiere spalte ich das Scrotum, befreie den Hoden von den ihn umgebenden Hüllen bis auf die derbe Albuginea und bis an den Leistenkanal heran, so dass ersterer frei an dem Samenstrange aus der Bauchhöhle heraushängt, lege an der höchsten Stelle eine feste Ligatur um den Samenstrang und injicire darauf mit der Pravazspritze unter mässigem Drucke 1—2 ccm Hermann'sche Flüssigkeit schräg unter die Albuginea an einer möglichst tief gelegenen Stelle. — Sofort gewinnt der Hoden eine harte Consistenz. Ich schneide ihn darauf dicht unterhalb der Ligatur ab, theile ihn mit einem scharfen Rasiermesser in eine obere und eine untere Hälfte und lege diese in nicht zu wenig Hermann'sche Flüssigkeit. Dort lasse ich die Stücke 3 Tage lang und wasche sie dann 24 Stunden in fliessendem Wasser gründlich aus. Hierauf kommen sie in Alcohol von allmählich steigender Concentration. Im 70 oder 80 % Alcohol ziehe ich mit äusserster Vorsicht und so, dass ich das Präparat stets unter Spiritus halte, die Albuginea ab, wobei ich mein Augenmerk vorzüglich darauf richte, dass ich einerseits die Hodensubstanz nicht durch Druck

beschädige — hierbei leistet mir bei der oberen Hälfte der Funiculus spermaticus, bei der unteren der Kopf des Nebenhodens eine vorzügliche Handhabe — andererseits aber auf der Innenseite der abgezogenen Albuginea möglichst wenig schwarze Punkte oder Stränge erhalte, welche aus durch Osmium geschwärzten interstitiellen Zellen bestehen. — Darauf Weiterbehandlung in Alcohol 95%, Alcohol abs., Alcohol-Chloroform aa, Chloroform, Chloroform-Paraffin, je 24 Stunden, und schliesslich 1 Stunde in weichem und 2 Stunden in hartem Paraffin. Nun fertige ich von der Durchschnittsfläche in der ganzen Dicke des Hodens 5—10 μ dicke Serienschnitte an, breite sie vorsichtig über der Flamme aus und klebe sie mit Eiweiss-Glycerin auf. Endlich löse ich das Paraffin in Xylol und schliesse das Präparat in Xylol-Canadabalsam ein.

Auf diese Weise behandelte Stücke zeigen allerdings vor ihrem Einschlusse in Paraffin an der Durchschnittsfläche eine leichte trichterförmige Einziehung, so dass die ersten — übrigens besten — Schnitte die centralen Theile des Hodens noch nicht treffen, im übrigen jedoch liefert dieses Verfahren ganz vorzügliche Resultate. — Bei der gewöhnlichen Fixationsmethode sind wir nämlich genöthigt, zwischen zwei Uebeln zu entscheiden. Fixiren wir den Hoden in toto, so erhalten wir nur einige Zelllagen unter der Albuginea gut conservirt, schneiden wir den Hoden dagegen in Stücke, so dürfen wir die auf diese Weise gewonnenen mikroskopischen Bilder nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse im Leben übertragen, da durch den Druck der Albuginea beim ersten Einschnitt die eigentliche Drüsensubstanz hervorquillt, und so die einzelnen Theile gegen einander verschoben werden. Mit der Injektionsmethode jedoch erhalten wir fast ganz glatte Schnittflächen, die Dislokation der einzelnen Elemente ist vermieden, und wir gewinnen ein brauchbares Bild aus allen Theilen. Injektionspräparate mit Zenker'scher Flüssigkeit geben weniger gute, aber immerhin noch ganz brauchbare Resultate.

Betrachten wir nun ein auf die vorstehend angegebene Weise erhaltenes Präparat des Katerhodens bei schwacher Vergrösserung (Fig. 1), so fällt uns vor allem der Wechsel zwischen ganz dunklen und ganz hellen Parthien auf. Die hellen Parthien entsprechen den Durchschnitten der Tubuli, die dunklen

bilden bald ein die Zwischenräume der Tubuli ausfüllendes Netz mit verdickten Knotenpunkten, bald legen sie sich in Form von Halbmonden, Strängen oder Nestern der Wandung der Kanälchen dicht an. Sie haben meistens ein feinkörniges Aussehen, jedoch kommen auch Stellen vor, an denen diese Körnchen zu confluiren scheinen. Zuweilen hebt sich von dem schwarzen Untergrunde ein heller Kreis mit einem dunklen Punkte in der Mitte ab. Diese dunkleren Parthien sind wiederum durchzogen von bald mehr bald weniger breiten, helleren Strängen, Gefässen und bindegewebigen Zügen.

Ein ganz anderes Bild bieten die mit Zenker'scher Flüssigkeit fixirten und nach der Heidenhain'schen Eisenalaun-Hämatoxylinmethode gefärbten Präparate (Fig. 2). An Stelle der schwarzen Züge finden wir hier Stränge und Nester grosser, bald mehr bald weniger gegen einander abgeplatteter und deutlich begrenzter Zellen, mit einem oder mehreren, meistens excentrisch gelegenen runden, bläschenförmigen Kernen. Der Kern selbst zeigt in der Regel einen grossen Nucleolus und von diesem gegen eine peripherische Chromatinschicht radiär ausstrahlende, und in der Oberfläche des Kernes verlaufende zarte Chromatinbälkchen. Das reichlich vorhandene Protoplasma hat einen typischen Bau. Die Hauptmasse finden wir in der Regel an der dem Centrum der Zelle zugekehrten Seite des randständigen Kernes, und von dieser ausstrahlend durch Querzüge verbundene protoplasmatische Radien. — Das ganze Bild ladet förmlich zu cytomechanischen Studien im Sinne Martin Heidenhains ein, jedoch gelang es mir trotz eifrigen Suchens nicht, in einem der öfters in der dichtesten Anhäufung des Protoplasmas anzutreffenden Körnchen ein typisches Centrosoma zu entdecken. Auch kam mir bei meinem Objekte niemals eine indirekte Zelltheilung in der Zwischensubstanz zu Gesicht. — Diese Zellen sind bei weitem am zahlreichsten in der interstitiellen Substanz vertreten; es finden sich jedoch nicht gerade selten auch Elemente, welche im grossen und ganzen den eben beschriebenen sehr ähnlich sehen, sich jedoch durch eine geringere Grösse, ein stärker tingirbares und weniger in Maschen angeordnetes Protoplasma und einen mehr central gelegenen Kern auszeichnen, welcher sich nach der Heidenhain-schen Methode diffus färbt und nur noch mit Mühe ein dunkler gefärbtes Körnchen als Nucleolus erkennen lässt. Während wir

hier vielleicht ein früheres Entwicklungsstadium der typischen interstitiellen Zellen vor uns haben, finden wir in geringerer Anzahl noch Elemente, welche in regressiver Metamorphose begriffen zu sein scheinen. Diese Zellen übertreffen an Grösse die zuletzt beschriebenen um das Doppelte und zeigen innerhalb verschwommener Zellgrenzen ein aus dünnen Bälkchen bestehendes, weitmaschiges Protoplasmanetz mit einer excentrisch gelegenen Protoplasma-Anhäufung, ohne deutlich nachweisbaren Kern.

Bezüglich der Natur der im allgemeinen sehr deutlichen Zellgrenzen brauche ich nur auf die Arbeit von Ludwig und Tomsa hinzuweisen, welche zwischen den einzelnen interstitiellen Zellen die Lymphbahnen beginnen lassen. Ich kann für den Katerhoden diesen Befund bestätigen. Mittels Einstichinjektion von chinesischer Tusche unter die Albuginea gelang es mir leicht, diese Lymphspalten an einzelnen Stellen injicirt zu erhalten. Machte ich die Injection intra vitam und liess das Thier einige Stunden leben, so fand ich auch vereinzelte Tuschekörnchen in den interstitiellen Zellen selbst. Die oben geschilderten, eigenthümlichen, schwammartigen Protoplasmastrukturen erregen zunächst den Verdacht, unter dem Einflusse der Zenker'schen Flüssigkeit entstandene Kunstprodukte zu sein. Dieser Verdacht ist insofern erklärlich, als wir nur höchst selten mit dieser Flüssigkeit Präparate erhalten, in denen nicht die interstitielle Substanz sowohl in sich selbst zerklüftet, als auch durch weite arteficielle Spalträume von der Wandung der Kanälchen getrennt wäre, was doch in letzter Instanz auf eine Schrumpfung der Elemente zurückzuführen ist. — Dass aber diese Protoplasmastrukturen nicht unter dem Einflusse der Fixation entstehen, vielmehr den lebenden Zellen in typischer Weise zu eigen sind, das beweisen die Hermann'schen Präparate. Wenn wir hier die durch Osmium hervorgerufene Schwärzung durch Behandlung der Schnitte mit Wasserstoffsuperoxyd beseitigen, so finden wir nun an Stelle der schwarzen Züge und Nester die typischen interstitiellen Zellen, wie sie uns die Zenker-Heidenhain'schen Bilder zeigen, und in den Protoplasmalücken nunmehr farblose Körner, die in osmirtem Zustande das oben geschilderte schwarzkörnige Aussehen der interstitiellen Substanz bedingten. — Die erwähnten helleren Kreise auf dunklem Grunde entsprechen den Kernen der beschriebenen kleineren Elemente, und wo die

schwarzen Körner dort dichter liegen und fast zu konfluiren scheinen, finden wir hier die grossen Zellen mit dem weitmaschigen Protoplasmanetz und den verschwommenen Zellgrenzen.

Die Frage nach der chemischen Constitution der eingelagerten Körner will ich hier nicht erörtern, und obgleich ich eine genaue chemische Analyse derselben für sehr wünschenswerth halte, sie, den Angaben der älteren Literatur folgend, als Fettkörner bezeichnen. Eine Darstellung derselben auf die von Reinke (a. a. O.) angegebene Weise ist mir nicht gelungen und möchte ich sie also auch nicht für identisch erklären mit den von diesem Autor beschriebenen Krystalloiden.

Wir sahen, dass die Fettkörner im funktionirenden Hoden des Katers in einer solchen Menge auftreten, dass sie in osmirtem Zustande sowohl den Bau der einzelnen Zellen, als die Struktur der ganzen Zwischensubstanz verdecken. — Fügen wir noch hinzu, dass das Verhältniss beim noch nicht funktionirenden Hoden, sowie bei alten Thieren ein anderes ist, so erscheint die Vermuthung gerechtfertigt, dass wir über die Bedeutung der Zellen nicht mehr im unklaren wären, wofern wir nur über die Verwendung ihres wesentlichen Inhaltes etwas Näheres wüssten.

Form, Grösse und Intensität der Schwärzung mit Osmium schwanken bei den Fettkörnern innerhalb weiter Grenzen. Die runde Grundform tritt selten rein in die Erscheinung, da die Körner sich in ihrer grossen Masse in einen verhältnissmässig engen Raum theilen müssen. Am meisten finden wir innerhalb der Zellen rund ovale oder gegen einander abgeplattete, oder aber an einer oder mehreren Seiten mit buckelförmigen Hervortreibungen versehene Formen. Von diesen bis zu den eckigen und langgestreckten finden sich alle Uebergänge. Auch eingeschnürte Körner kommen vor, gehören aber zu den Seltenheiten.

Die Körner können in der Grösse der grossen oben beschriebenen Zellen auftreten, in der Regel aber erreichen sie nicht einmal die Grösse der Zellkerne und kommen schliesslich auch in der Grösse der Nucleolen vor.

Die Intensität der Schwärzung mit Osmium hat die verschiedensten Grade. Vom tiefsten Deckschwarz bis zur leichtesten Bräunung finden sich alle Schattirungen. Selbst die einzelnen Körner sind zuweilen an einer Seite dunkler als an der andern. Auffallend ist ferner, dass bei der allmählichen Entfärbung, der

diese Präparate leider alle anheimfallen, einzelne Körner bevorzugt werden, während andere in unmittelbarer Nähe noch lange Zeit ihre tiefe Farbe behalten.

Suchen wir uns nun über die Beziehungen der interstitiellen Substanz zu den Drüsentubuli klar zu werden. — Die Tubuli erscheinen auf dem Querschnitte in der Regel von doppelten Contouren begrenzt, an welche sich nach aussen unmittelbar die interstitiellen Zellen mit ihrem reichen Fettgehalte anlegen. — Betrachten wir die Grenzcontouren unter starker Vergrösserung, so sehen wir, dass die Wandung der Tubuli keine in sich geschlossene Membran ist, als welche sie den älteren Autoren imponirte, dass sie vielmehr Lücken und Spalten aufweist, welche das Innere der Tubuli mit den interstitiellen Räumen verbinden. Ja man kann in Anbetracht der oft nicht unbeträchtlichen Dicke der aus mehreren Lagen von Bindegewebsfibrillen gebildeten Wandungen, wie ich glaube von „Kanälchen" reden, und werde ich diese meines Wissens bisher noch nicht in ihrer Bedeutung erkannten Gebilde fortan mit diesem Namen hier bezeichnen.

In Fig. 4 a sehen wir eine besonders schöne Stelle. Bei k sind die rechts und links ganz scharfen Contouren der Wandung eines Tubulus in einer Breite, welche ungefähr dem Durchmesser eines Kernes der interstitiellen Zellen entspricht, unterbrochen, und wir finden dort eine helle Masse mit Andeutungen einer gegen das Lumen der Tubuli convergirenden Streifung. Die seitliche Begrenzung dieses Kanälchens wird durch zwei scharfe, im selben Sinne convergirende Linien gebildet, welche sich bis tief in die anliegenden interstitiellen Zellen hinein verfolgen lassen, und in dem von ihnen begrenzten, im Innern des Tubulus gelegenen verjüngten Raume ein abgestumpft keilförmiges, mit seitlichen Einschürungen versehenes Fettkorn enthalten. — Kurz und gut, wir haben hier einen sich aus der interstiellen Substanz in das Innere des Tubulus senkenden Trichter vor uns, der die Wandung des Tubulus durchbohrt, und in dessen breiter Oeffnung und engerer Mündung sich Fetttropfen finden. Der Trichter befindet sich hier an einer ganz typischen Stelle, in dem Fusse einer Sertolischen Zelle. Es beweist dies sowohl die an das innere Fettkorn sich gegen das Lumen des Tubulus anschliessende parallelstreifige Substanz, als vor allem die Betrachtung des nächsten Schnittes der Serie, der in Fig. 4 b dargestellt ist. Hier

sieht man an der entsprechenden Stelle nichts mehr von einem Kanälchen, das die Wandung des Tubulus durchbohrt, und nur die etwas helleren Contouren der letzteren deuten darauf hin, dass sie hier vielleicht nicht in der ganzen Dicke des Schnittes vorhanden ist. An Stelle des grossen keilförmigen Fetttropfens sehen wir hier den breiten Fuss der Sertolischen Zelle, und in demselben einige kleine Fetttröpfchen, deren Form und Anordnung darauf hinweisen, dass sie ursprünglich mit dem grossen Fetttropfen im vorigen Schnitte zusammen hingen und durch das Messer von demselben abgetrennt worden sind. Die interstitielle Substanz ist hier in etwas grösserer Ausdehnung getroffen und die Lage des grossen bläschenförmigen Kernes beweist die obige Behauptung, dass der die Wandung durchbohrende Trichter in der interstitiellen Zelle selbst und nicht etwa in den Saftlücken der interstitiellen Substanz oder sonstwo seinen Ursprung nimmt.

Ich suchte nun in meinen Präparaten nach ähnlichen Befunden und entdeckte an einer ganzen Reihe entsprechender Stellen in der Wandung der Tubuli Lücken, die stets zu in der Nähe liegenden Fettkörnchen Beziehungen zu haben schienen. Bald lagen diese Fetttropfen dicht vor den Kanälchen in den interstitiellen Zellen, bald lagen sie im Tubulus am anderen Ende des Kanälchens, in den meisten Fällen jedoch fand ich sie noch ganz oder theilweise in dem Kanälchen selbst (Fig. 7).

Haben wir es hier nicht mit Kunstprodukten zu thun? — Von den vielen und gründlichen Autoren, welche bisher mit denselben Reagentien und Hülfsmitteln dasselbe Objekt, wenn auch zu anderen Zwecken, bearbeiteten, hat keiner auf derartige Befunde aufmerksam gemacht oder sie gar abgebildet, es sei denn, dass mir die diesbezüglichen Angaben entgangen wären, was ich jedoch nicht glaube. Von keiner Drüse ferner sind analoge Thatsachen bekannt. — Und trotzdem glaube ich für die Richtigkeit meiner Deutung der Präparate mit voller Sicherheit eintreten zu können, denn ich halte es für nicht wohl denkbar, dass das Messer, sei es auf dem Hin- oder Rückwege ein Fettkorn aus den interstitiellen Zellen herausheben, in eine typische Form bringen und unter scharf begrenzter Verletzung der Wandung der Tubuli gerade in den Fuss der Sertolischen Zelle niederlegen sollte, ohne dass auch die nächstliegenden Parthien desselben Schnittes und die entsprechenden Parthien an den nächsten

Schnitten derselben Serie durch dieselbe Stelle des Messers in ähnlicher Weise beschädigt werden müssten. Auch müsste man den Fettkörnern dann eine Unnachgiebigkeit gegen das Messer, ja eine fast elastische Consistenz zuschreiben, die sie gewiss nicht besitzen, und schliesslich müssten die Fettkörnchen in ihrer Lage von der Schnittrichtung bestimmt werden. Von alle dem ist nichts zu bemerken. — Eine zweite Gelegenheit zur Bildung von Kunstprodukten bietet das Aufkleben der Schnitte. Es kommt in der That bei diesem Objekte trotz der grössten Sorgfalt bei der Behandlung nicht selten vor, dass sich gerade die Randparthien der Tubuli mit der anstossenden interstitiellen Substanz in einer schmalen Falte umlegen oder über einander schieben und so zu verkehrten Beobachtungen Anlass geben könnten. — Allein derartige Stellen sind leicht an den die Dicke des Schnittes übertreffenden Niveaudifferenzen der einzelnen Körner und Zellenbestandtheile zu erkennen, und ich habe es mir zur Pflicht gemacht, in jedem einzelnen Falle erst mit den stärksten Ocularen und mit ausgezogenem Tubus auf zu grosse Niveaudifferenzen zu fahnden, bevor ich die betreffende Stelle als beweisend anerkenne.

Nach Ausschaltung der Möglichkeit, dass wir es mit Kunstprodukten zu thun haben, fragt es sich nun, ob durch diese Kanäle eine Strömung von Fettkörnchen stattfindet, und wenn dies der Fall ist, in welcher Richtung. — Für die Entscheidung der ersten Frage fehlt mir leider eine exakte Methode, allein ich glaube nicht, dass man mir den Vorwurf allzu kühner Schlüsse wird machen können, wenn ich aus der Thatsache, dass wir die Fettkörnchen bald vor, bald ganz oder theilweise in den Kanälchen finden, eine Bejahung dieser Frage abstrahire.

Da eine Reihe von Injektions-Versuchen, die ich behufs Entscheidung der zweiten Frage, nach der Richtung der Fettkörnchenströmung anstellte, keine absolut beweisenden Resultate ergab, so suchte ich über diese Verhältnisse mit Hülfe der Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie Aufklärung zu erlangen.

Die Entwicklungsgeschichte des Katerhodens, auf die ich in einer späteren Arbeit ausführlicher einzugehen gedenke, lehrte mich vor allem die Thatsache, dass die Fettkörnchen zuerst in den interstitiellen Zellen, und zwar bereits in einem sehr frühen

Stadium auftreten, in welchem die letzteren noch durch breite bindegewebige Lamellen von der Wandung der Tubuli getrennt sind, und eine direkte Communication zwischen diesen und den interstitiellen Zellen nicht nachweisbar ist. Auch findet man in den Tubuli selbst zu dieser Zeit keine Fetttropfen. Mit zunehmendem Wachsthum des Hodens legen sich dann die interstitiellen Zellen immer enger an die Wand der Tubuli an. Die Entwicklungsgeschichte der interstitiellen Substanz spricht also für eine aus derselben gegen das Lumen der Tubuli gerichteten Fettkörnchenströmung.

Abgesehen von einer Bestätigung der mir aus der Litteratur bekannten Thatsache, dass alle bisher daraufhin untersuchten Hoden fetthaltige interstitielle Zellen besitzen, fand ich in meinen vergleichend-anatomischen Untersuchungen eine Reihe von Anhaltspunkten nicht nur für die Richtungsbestimmung der Fettkörnchenströmung, sondern auch für die Erkenntniss der Bedeutung dieser Strömungen für die Physiologie der Spermatogenese. Ich möchte an dieser Stelle auf eine eingehende Darstellung dieser Verhältnisse verzichten, und nur ein Objekt zur Vergleichung heranziehen, den Mäusehoden. — Ich fixirte die Drüse in toto ohne Einstich in Hermann'scher Flüssigkeit, behandelte sie dann weiter wie den Katerhoden, ohne jedoch die Albuginea abzuziehen, und zerlegte sie schliesslich in Serienschnitte von 5—10 μ Dicke. Das Bild ist ein wesentlich anderes, als das des Katerhodens!

Wie Figur 3 zeigt, ist die Zwischensubstanz hier nur in ganz geringem Grade ausgebildet, indem in den von den Tubuli freigelassenen rautenförmigen und von Bogenlinien begrenzten Räumen nur einige ein bedeutend feiner vertheiltes Fett enthaltenden interstitiellen Zellen anzutreffen sind. Im übrigen legen sich die abgeplatteten Wandungen und Windungen der Tubuli unmittelbar aneinander an. Dagegen fällt uns sofort sowohl die im ganzen stärkere Osmiumtinktion des Epithels, als auch eine in dem meisten Tubuli vorhandene ziemlich dichte Randzone schwarzer Fettkörnchen auf. Diese im Inneren der Tubuli gelegenen Fettkörner sind von einer Reihe von Autoren zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht worden.

Brown (bei Ebner) hebt hervor, dass zu der Zeit, wo die jungen Spermatozoen sich mit den Sertolischen Zellen ver-

binden, um die Kerne der letzteren grosse Kugeln zu finden seien, die sich mit Osmium schwarz färben, und glaubt, dass diese Kugeln z. Th. den Zweck der Ernährung einer neuen Spermatozoengruppe haben, wenn auch die stützende Funktion der Sertolischen Zelle die Hauptsache sei.

Ebner (15) beschreibt in seinen Spermatoblasten dann eine Fettkörnchenströmung, deren verschiedene Stadien stets mit ganz bestimmten Stadien der Spermatogenese zusammentreffen. Es war mir leider nicht möglich, die ganze Litteratur der letzten acht Jahre über die Spermatogenese zu berücksichtigen und ich muss mich bezüglich der Fettkörnchenströmung mit einer Kritik der Ebner'schen Anschauungen begnügen.

Ebner beginnt seine sich auf den Rattehoden beziehende Beschreibung folgendermaassen: Zur Zeit der Reifung der Samenfäden sieht man die Protoplasmalappen, welche jedem derselben anhängen, ein immer stärker körniges Aussehen gewinnen, und an Präparaten aus Flemming's Gemisch bräunen sich diese Lappen erst mehr diffus, später aber färben sich deutlich einzelne Körnchen schwarz, welche erst zahlreich und klein, später aber weniger zahlreich, aber grösser und tiefschwarz erscheinen. Ebner findet die Fetttropfen dann zunächst zwischen den Köpfen der abgestossenen Samenfäden, später in einer Zone zwischen den ins Centrum gelangten Spermatozoen und den nach aussen von ihnen liegenden Samenzellen. In diesem Stadium sollen die Fussplatten der Sertolischen Zellen vollständig frei von Fett, und „keine einzige durch Osmium geschwärzte Kugel" in denselben zu bemerken sein. Darauf lässt Ebner die Fettkörnchen von dem Centrum der Tubuli in den Fuss der Sertolischen Zellen wandern und von dort aus wieder in gelöstem Zustande die Wanderung in die Protoplasmalappen beginnen.

Ebner geht bei dem Studium dieser Fettkörnchenströmung offenbar von einem nicht gut gewählten Punkte aus, und die Folge davon ist, dass er sich am Schlusse seiner Betrachtung in Verlegenheit sieht bei der Beantwortung der allerdings sehr berechtigten Frage: Wie kommen denn bei der Bildung der ersten Spermatozoen die Fettropfen in die Protoplasmalappen?

Wenn man nun nicht die meiner Ansicht nach absurde Annahme machen will, dass die in den Sertolischen Zellen offenbar nach ganz bestimmten Gesetzen strömenden Körner ganz

zufällige, bedeutungslose Gebilde sind, so bleiben nur zwei Möglichkeiten übrig. Entweder sie stellen bei der Spermatogenese nicht verbrauchtes Material dar, welches auf dem gewöhnlichen Wege der Ernährung der Gewebe in die Protoplasmalappen gelangt und nun dort als überflüssig ausgeschieden wird, oder aber es repräsentirt einen für die Bildung der Samenfäden unentbehrlichen Nährstoff, der ganz oder theilweise verbraucht wird. Wenn nun die Körnchenströmung wirklich nur zwischen der Fussplatte der Sertolischen Zelle und dem Centrum der Tubuli als Grenzpunkten sich abspielte, so müsste bei Annahme der ersten Möglichkeit alsbald eine kolossale Anhäufung unverbrauchter Stoffe in den Fussplatten eintreten, während sich bei Annahme der zweiten Möglichkeit ebenso bald gänzlicher Mangel des notwendigen Nährstoffes einstellen würde.

Ebner sieht nun in dem Fette einen Nährstoff für die Spermatozoen und kommt naturgemäss zu dem Schlusse, dass die Ergänzung des verbrauchten Materials in den Fussplatten der Sertolischen Zellen stattfinden müsse. Bestärkt wird er darin noch durch die Beobachtung, dass die kurz nach der Bildung der Spermatoblasten in den Fussplatten auftretenden Fettkörner bedeutend grösser sind, als die nach der Reifung der vorigen Spermatozoengeneration in das Innere des Tubulus abgestossenen.

Ich theile den Standpunkt Ebner's und dies um so eher, als ich in Hermann'schen Präparaten des Hundehodens eigenthümliche, in der Axe der reifenden Spermatozoen gelegene, mit einem durch Osmium geschwärzten Fettmantel versehene Hohlcylinder antraf. (Fig. 8).

Im grossen und ganzen kann ich auch die Schilderung Ebner's von der Körnchenströmung bei meinen Präparaten von der Maus bestätigen, und möchte mich nur bezüglich der fettresorbirenden Funktion der Fussplatten auf einen extremeren Standpunkt stellen. Wenn ich auch nicht leugnen kann, dass Bilder, wie Ebner sie beschreibt, vorkommen, in denen sämmtliches Fett in dem Lumen der Tubuli angetroffen wird, und „auch nicht eine einzige durch Osmium geschwärzte Kugel" in den Füssen der Spermatoblasten zu bemerken ist, so finde ich doch nicht selten Stellen, wo von einer erfolgten Rückwanderung des Fettes noch nicht die Rede sein kann, und sich trotzdem

schon eine Randzone schwarzer Tropfen neu gebildet hat. Später erst setzt die Rückwanderung des central gelegenen Fettes ein, welcher Vorgang gar keine Aehnlichkeit mit der central gerichteten Fettströmung hat. Was diese letztere anbetrifft, so glaube ich nicht, dass sich bei ihr das Fett in absolut gelöstem Zustande befindet, vielmehr finde ich in ganz frischen Präparaten an Stellen, welche der direkten Einwirkuug des Osmiums ausgesetzt waren, allerfeinste Körnchen zu zarten Reihen angeordnet, welche das in der Fussplatte gelegene Fett mit dem in den Protoplasmalappen bereits ausgeschiedenen verbinden.

Während ich es im Gegensatze zu Ebner für bewiesen erachte, dass in Wirklichkeit ein unverbrauchter Theil des anfangs in der Fussplatte gelegenen Fettes in den Protoplasmalappen ausgeschieden wird, vermisse ich also jeden beweisenden Umstand, dass das in die Protoplasmalappen einmal ausgeschiedene Fett nach seiner Rückwanderung denselben Weg noch einmal nimmt.

Um mich nicht zu sehr von meinem eigentlichen Gegenstande zu entfernen, möchte ich hier, soweit als möglich unter Vermeidung theoretischer Erörterungen, meine Auffassung von den Fettkörnchenströmungen in den Sertolischen Zellen der Maus präcisiren, und ich wähle mir zum gedachten Ausgangspunkt die Verhältnisse bei der Bildung der ersten Spermatozoenpruppe überhaupt, wie dieselben auf Grund der Erscheinungen bei den späteren Produktionen mit logischer Nothwendigkeit vorausgesetzt werden müssen.

Sobald die Kerne der ersten Spermatiden das Centrum ihrer Zellen zu verlassen beginnen, sammeln sich in dem Fusse der Sertolischen Zelle zahlreiche kleinste Fettkörnchen an (cf. Fig. 6c), welche konfluiren und mehr oder weniger grosse Kugeln und unregelmässig gestaltete Körner bilden. Diese Körner geben schon bald feinste Theile ihrer Substanz an das Protoplasma der Sertolischen Zellen ab, und die Kerne der Spermatiden haben kaum eine excentrische Lage eingenommen, als auch schon in den protoplasmatischen Theilen derselben die ersten feinen Fetttröpfchen auftreten, die übrigens auch in der ganzen Länge der jetzt sehr schmalen Sertolischen Zelle angetroffen werden. Sind nun die Spermatidenkerne ganz in das peripherische Ende ihrer nunmehr gestreckten Zellen gerückt und haben bereits eine längliche und

zugespitzte Form erhalten, so scheinen zwar die Tröpfchen in den Protoplasmalappen verschwunden zu sein, in Wirklichkeit sind sie nur von der mittlerweile eingetretenen diffusen Bräunung derselben verdeckt und lassen sich bei genauem Zusehen noch nachweisen. Die Fetttropfen in den Fussplatten zeigen in diesem Stadium kaum eine wesentliche Verminderung ihrer Substanz. Sobald nun die Bildung der nächsten Spermatidengruppe beginnt (Fig. 6a), finden wir eine nicht unbeträchtliche Ansammlung von Fett in den Fussplatten, und nun können wir Schritt für Schritt verfolgen, wie die Körnchen in den Protoplasmalappen erst deutlicher, dann grösser werden, schliesslich sich einander nähern und aus 10—20 Körnchen bestehende äusserst zierliche Rosetten bilden (Fig. 6b). Parallel hiermit konstatiren wir das allmähliche Verschwinden des Fettes aus den Fussplatten und ein Vorrücken der reifenden Spermatozoen gegen die Peripherie des Tubulus. Indem nun neue Spermatogonien ihrer Theilung entgegen wachsen und der ganze Epithelbelag höher wird, gelangen — sei es durch aktive, sei es durch passive Bewegungen — die Spermatozoen in das Lumen der Tubuli, und wir finden dort zwischen ihren Köpfen eigenthümliche, durch Osmium schwach gebräunte und einige tiefschwarze Fettkörnchen enthaltende Kugeln von etwas geringerer Grösse als die Spermatidenkerne. Wir erkennen in diesen Kugeln sofort die veränderten Protoplasmalappen der früheren Stadien (Fig. 6c). Während nun kurz vorher alles Fett aus den Fussplatten verschwunden war, sammeln sich dort um diese Zeit in der Regel schon wieder einige Fetttropfen an, ohne dass irgend eine Beziehung derselben zu den im Centrum der Tubuli gelegenen matten Kugeln mit ihrem Inhalte an Fett zu erkennen wäre. Die Rückwanderung dieser Kugeln beginnt etwas später und ich möchte in derselben überhaupt einen Vorgang von geringerer Bedeutung sehen. Jedenfalls wäre die Annahme, dass diese Kugeln in die abführenden Lymphwege ausgeschieden werden, viel rationeller, als die ebenso wenig bewiesene Behauptung Ebner's, dass die in das Lumen ausgeschiedenen Fettkörner den Weg durch die Sertolische Zelle in derselben Richtung zum zweiten Male machen. Auch die Thatsache dass sich im Nebenhoden sowohl wie im vas deferens mit feinsten Fettkörnchen angefüllte Kugeln finden, die hier vielleicht auch nährende Funktion haben, scheint mir eher dafür als da-

gegen zu sprechen, dass die rückwandernden Fetttropfen aus unbrauchbarem Material bestehen. Und schliesslich darf Ebner nicht vergessen, dass wohl Fett, nicht aber solche Protoplasmakugeln in den Sertolischen Zellen gegen das Lumen zuströmen. Bevor er also die Fetttropfen die Reise zum zweiten Male machen lässt, muss er sie von den Protoplasmakugeln trennen, mit welchen sie sehr eng verbunden zu sein scheinen. Ich will hier die sich mir aufdrängende Frage nicht weiter verfolgen, warum sich denn überhaupt die reifenden Spermatozoen mit einem Ueberschuss an brauchbarem Material beladen könnten, der später unverbraucht wieder abgeschieden werden muss, sondern nur bemerken, dass ich aus Gründen, welche aus der oben gegebenen Schilderung der Fettkörnchenströmung klar ersichtlich sind, in der von Brown und Ebner den Sertolischen Zellen mehr als nebensächlich zugestandenen Funktion der Resorption von geformtem Fett aus dem nährenden Gewebssafte, gerade die specifische und im höchsten Grade wesentliche Funktion dieser Zellen sehe. — Für mich hat die Annahme am meisten Wahrscheinlichkeit, dass sämmtliches zur Ernährung einer jeden reifenden Spermatozoengruppe nothwendige Fett in jedem einzelnen Falle von der Sertolischen Zelle — und zwar nicht im Ueberschusse — resorbirt, und ein nicht brauchbarer Bestandtheil desselben, von anderer chemischer Constitution, in das Lumen des Tubulus ausgeschieden und mitsammt anderen Verbrauchsprodukten gelöst in die abführenden Lymphwege ausgeschieden wird. Ein geringer Rest brauchbaren Materials begleitet den Samen auf seinem weiten Wege durch Nebenhode und vas deferens.

Die zu Gunsten der Deutlichkeit etwas schematisierten Figure 6a—c stellen einige wichtige Stadien der Spermatogenese bei der Maus mit den zugehörigen Phasen der Fettkörnchenströmungen dar, wie sie aus einer grösseren Anzahl beobachter Stellen als die Regel erkannt worden sind. Die Erklärung der Zeichnungen ist in den vorstehenden Auseinandersetzungen enthalten, und ich möchte hier nur nochmals darauf aufmerksam machen, dass zu einer Zeit, wo die Spermatidenkerne noch kaum den Rand ihrer Zellen erreicht haben, sowie kurz vor der Theilung der Spermatogonien eine besonders starke Resorption von Fett in den Fussplatten stattfindet oder eben stattgefunden hat.

Kehren wir nun nach dieser Abschweifung wieder zum

Katerhoden, dem eigentlichen Gegenstande unserer Betrachtungen zurück, so finden wir hier eine ähnliche Fettkörnchenströmung. Wie Figur 5a zeigt, sehen wir auch hier in den protoplasmatischen Theilen der Spermatiden, deren Kerne kaum noch gegen den Rand der Zellen gerückt sind, eine äusserst zierliche Vertheilung feinster Fettkörnchen. In einem späteren Stadium sind dieselben wie beim Mäusehoden durch eine dunklere diffuse Färbung der Protoplasmalappen verdeckt (Fig. 5b), um schliesslich (Fig. 5c) bei der Abstossung der reifen Spermatozoen mit diesen in das Lumen der Tubuli ausgeschieden zu werden. Während wir aber beim Mäusehoden ein diesen Vorgängen parallel gehendes Verschwinden von Fett in der Randzone verfolgen können, fehlt, wie schon früher hervorgehoben, diese Randzone beim Kater vollständig, und die einzige Anhäufung grösserer Fettmengen finden wir in den hier ungleich mächtiger als bei der Maus entwickelten interstitiellen Zellen.

Legt uns nun schon die vergleichende Erkenntniss dieser Thatsachen die Vermuthung sehr nahe, dass wie bei der Maus das in das Lumen ausgeschiedene Fett aus der Randzone stammt, so analoger Weise die im Inneren der Tubuli beim Katerhoden liegenden Fettröpfchen in ihrem Ursprunge auf das Fett der interstitiellen Zellen zurückzuführen sind, so wird diese Vermuthung zu der in diesen Dingen überhaupt möglichen Gewissheit durch den Nachweis der oben bereits flüchtig beschriebenen Kanäle und einer durch dieselben stattfindenden Strömung von Fett.

Diese die Wandung der Tubuli durchbohrenden und die interstitiellen Zellen mit den Sertolischen verbindenden Kanäle treten nun keineswegs immer mit der Deutlichkeit in die Erscheinung, wie sie in Fig. 4a und 5c genau nach der Natur dargestellt sind. Sie werden überhaupt nur selten in ihrer ganzen Länge angetroffen in Schnitten, welche senkrecht zur Längsaxe der Tubuli geführt sind, woraus ich den Schluss ziehe, dass sie in der Regel mit ihrem Inhalte an Fett keine direkte Fortsetzung der Sertolischen Zellen bilden, sondern zu der Längsaxe derselben in einem stumpfen Winkel geneigt sind. Am leichtesten finden wir die Kanälchen in den Stadien der Spermatogenese, in welchen wir bei der Maus die grössten Ansammlungen von Fett in den Fussplatten konstatierten. Sie sind alsdann meistens mit

Fett gefüllt und fallen uns an Stellen, welche schräg zur Axe der Tubuli geschnitten sind, als bald mehr, bald weniger zugespitzte, längliche, mit helleren Contouren versehene, mehr oder minder dunkel gefärbte Bälkchen auf, welche die zu beiden Seiten scharfen Contouren der Wandungen unterbrechen. In der Figur 7 habe ich eine Anzahl derartiger Kanälchen wiedergegeben, welche wohl keines weiteren Commentares bedürfen.

Ich legte mir nun die Frage vor: Entstehen diese Kanälchen in jedem einzelnen Falle der Durchwanderung eines Fetttropfens, oder sind es präformirte Gebilde, und wann treten dieselben zum ersten Male auf?

Während ich diese letzte Frage völlig unentschieden lassen muss, möchte ich mich doch für die präformirte Natur dieser Gebilde entscheiden. Zunächst bestimmen mich dazu Befunde, wie sie Fig. 4 a und 5 c zeigen. Wenn sich die Kanälchen erst unter dem Drucke des durch irgend welche chemischen oder mechanischen Momente in Bewegung gesetzten Fettkörnchens in jedem einzelnen Falle bilden sollten, so müssten sie sich meiner Ansicht nach auch sofort wieder zuziehen, sobald das Fettkörnchen in das Innere des Tubulus gelangt ist. Fig. 4 a und 5 c jedoch zeigen das Gegentheil. Zweitens aber finde ich auch an Stellen, welche vollständig frei von Fett sind, Lücken in der Wandung der Tubuli, welche mit den fetthaltigen Kanälchen grosse Aehnlichkeit haben.

Schliesslich fallen, wenn auch in geringem Grade, eigenthümlich geschlängelte Substanzdefekte ins Gewicht, welche ich — gewiss nicht als der erste — des öfteren in den Fussplatten der Sertolischen Zellen fand, und die ich in einigen Fällen durch die Wandung der Tubuli hindurch in die interstitiellen Räume hinein verfolgen konnte, ohne dass sich in unmittelbarer Nähe Fett befunden hätte.

Einmal auf diese Verhältnisse beim Katerhoden aufmerksam geworden, glaube ich, trotz der äussersten Feinheit der Strukturen, auch beim Mäusehoden Stellen gefunden zu haben, welche mir einen Uebertritt von geformtem Fett aus den interstitiellen Zellen in die Tubuli zu beweisen scheinen.

Während wir dies beim Kater als die Regel bezeichnen können, müssen wir die Fetttröpfchenbildung bei der Maus in die Füsse der Sertolischen Zellen verlegen, und hiermit scheint mir

das bei der Maus viel stärkere hervortreten der Fusskerne in Einklang zu stehen. Ueberhaupt kann ich mich des Gedankens nicht erwehren, dass wir in den Fusskernen und den Kernen der interstitiellen Zellen funktionell verwandte Gebilde zu sehen haben. Oder sollte z. B. beim Kater nicht nur das Fett, sondern die ganze Zelle mit dem Kerne in das Innere der Tubuli wandern? Dafür könnte allenfalls Fig. 4 sprechen, in welcher wir im äusseren Ende des Kanälchens ein gegen das Lumen zugespitztes, abgeschnittenes Stück eines Kernes sehen, sowie die merkwürdigen Form- und Lageveränderungen der Fusskerne, welche, nach den von vielen Autoren gegebenen Abbildungen, zuweilen aus der Wand der Tubuli gleichsam herauszuwachsen scheinen. Mehr als eine Anregung zu einer Prüfung dieser Fragen soll in diesen Zeilen nicht liegen. Für den Katerhoden möchte ich eine Wanderung der Zellen für unwahrscheinlich halten, da die Kanäle in der Regel hierfür zu klein sind und ich in der funktionirenden Drüse eine die auswandernden Zellen ergänzende Neu-Entstehung aus fixen Bindegewebszellen, wie ich sie für den sich entwickelnden Hoden demnächst zu beschreiben gedenke, kaum nachweisen kann, und Mitosen niemals zur Beobachtung kamen. Allerdings will ich die Möglichkeit einer direkten Kerntheilung nicht ohne weiteres von der Hand weisen. Zellen mit 2 Kernen finden sich nicht allzu selten.

Wenn wir nun zum Schlusse den unsern vorliegenden Auseinandersetzungen zu Grunde liegenden Gedankengang kurz zusammenfassen, so sahen wir uns durch merkwürdige Befunde von Kanälchen, welche zu Fettströmungen im Katerhoden Beziehungen zu haben schienen, veranlasst, uns über die Bedeutung des Fettes für die Spermatogenese überhaupt zu orientiren. Auf Grund der Befunde beim Mäusehoden, kamen wir dann in Uebereinstimmung mit der Ansicht namhafter Autoren zu der Ueberzeugung, dass das Fett ein Nährmaterial für die reifenden Spermatozoen darstelle und zu diesem Zwecke in bestimmten Stadien der Spermatogenese in einer von der Wand der Tubuli gegen das Lumen derselben gerichteten Strömung begriffen sei. Während wir aber bei der Maus eine im Inneren des Tubuli gelegene peripherische Fettzone als Ausgangspunkt dieser Strömung bezeichnen konnten, sahen wir uns bei dem Fehlen dieser Randzone im Katerhoden bei diesem Objekte genöthigt, die auch hier vorhandene Fettkörnchen-

strömung in ihrem Ursprunge auf das im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Maus hier stark entwickelte interstitielle Fettlager zurückzuführen. Hier nun wurden die in ihrer Aechtheit von uns selbst anfangs angezweifelten Kanäle zu einem theoretischen Postulate, und es gelang uns nun leicht, sie gerade in denjenigen Stadien der Spermatogenese beim Kater aufzufinden, in denen wir bei der Maus eine vermehrte Anhäufung von Fett in den Fussplatten fanden.

Diese Art der Darstellung entspricht auch dem thatsächlichen Gange meiner Untersuchungen.

Während also frühere Autoren sich mit der Beschreibung der interstitiellen Substanz begnügten, oder sich hinsichtlich ihrer Bedeutung in Vermuthungen ergingen, die auf der breiten Basis anatomischer und physiologischer Möglichkeiten ruhten, glaube ich in den interstitiellen Zellen, des Katerhodens wenigstens, ein Organ sehen zu dürfen, welches das für die Ernährung der reifenden Samenfäden nöthige Fett resorbirt und aufspeichert, und halte für den wichtigsten Befund die beschriebenen Kanäle, welche die aufgespeicherten Vorräthe dem Orte ihrer Bestimmung entgegenführen.

Wenn wir nun in den interstitiellen Zellen überhaupt ein für die Spermatogenese wichtiges trophisches Hülfsorgan sehen müssen, worüber ja erst weitere Untersuchungen die Entscheidung bringen können, inwieweit sind dann die in der Literatur zerstreuten Angaben in diesem Sinne zu verwerthen?

Auf jeden Fall spricht Hofmeister's (5) Angabe von einer Vermehrung der interstitiellen Substanz im funktionirenden Hoden gegenüber dem ruhenden, für unsere Auffassung. Es spricht ferner dafür die interessante Beobachtung Hansemann's beim Murmelthier (l. c.). Im übrigen jedoch müssen wir alle älteren Beobachtungen mit äusserster Vorsicht aufnehmen, da auf die physiologische Veränderlichkeit des Organs bisher zu wenig Rücksicht genommen wurde und vor allem die Begriffe einer Vermehrung oder Verminderung der Zwischensubstanz sehr relative sind, indem zum Beispiel eine Vermehrung derselben sowohl auf einen noch mangelhaften Entwicklungsgrad der Tubuli in embryonalen- und Jugendzuständen des Individuums, als auch auf eine wirkliche Vermehrung der Elemente unter Volumzunahme des ganzen Hodens und schliesslich auf eine Rückbildung der Tubuli bei

pathologischen und vielleicht auch senilen Zuständen zurückgeführt werden kann. Nicht einmal über einen so wichtigen Punkt, wie die Betheiligung der Zwischensubstanz an dem Aufbau des normalen, funktionirenden Menschenhodens herrscht Uebereinstimmung unter den Autoren. Hansemann findet die Substanz beim 24 Jahre alten Manne kaum mehr auf, während Reinke sie — in Uebereinstimmung mit Henle — bei einem 25jährigen Manne in mächtiger Entwickelung sieht. Doch darüber in einer folgenden Mittheilung mehr.

Es ist mir ein Bedürfniss, dem Direktor des Instituts, Herrn Prof. O. Hertwig, für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse und die Förderung meiner Bestrebungen, sowie Herrn Privatdozenten Dr. Rudolf Krause für die Liebenswürdigkeit seines Rathes in allen Fragen der Technik, und seiner Hülfe bei einer nicht geringen Anzahl von Versuchen, auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank abzustatten.

Literatur-Verzeichniss.

1. Kölliker, Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Bd. II. Leipzig 1854.
2. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie 2. Aufl. Bd. II. Braunschweig.
3. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.
4. Ludwig u. Tomsa, Die Lymphwege des Hodens. Sitzungsber. d. math.-naturw. Classe der k. Acad. der Wissenschaften. Bd. XLVI. Wien 1862.
5. Stricker's Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1871.
6. Hofmeister, Untersuchungen über die Zwischensubstanz im Hoden der Säugethiere. Sitzungsbericht d. math.-naturw. Klasse d. k. Akademie d. Wissensch. Bd. LXV. Abth. III. Wien 1872.
7. Mihalkowicz, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. Arbeiten aus d. phys. Anstalt zu Leipzig. Herausgegeb. v. Ludwig. Leipzig 1874.
8. Harwey, Ueber die Zwischensubstanz der Hoden. Centralblatt f. d. med. Wissenschaft. 1875. Nr. 30.
9. Waldeyer, Ueber Bindegewebszellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.
10. Derselbe, Sitzungsberichte der Berliner Akademie. Sitzung vom 11. Juli 1895.

11. A. Jacobson, Zur path. Histologie der traumatischen Hodenentzündung. Virch. Arch. Bd. 75.
12. W. Nagel, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.
13. D. Hansemann, Ueber die sog. Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei path. Veränderungen. Virch. Arch. 1895. Bd. 142.
14. Fr. Reinke, Beiträge zur Histologie des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXVII. 1896.
15. v. Ebner, Zur Spermatogenese bei den Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII.

Sämmtliche Abbildungen sind in ihren Umrissen mit Hülfe des Abbe'schen Zeichenapparates in der Höhe des Objekttisches entworfen. Fig. 1—3 sind gezeichnet mit Zeiss DD und Ocular 2, und darauf um die Hälfte verkleinert worden. Fig. 4—8 sind mit Zeiss. Homog. Immersion $^1/_{12}$ und Ocul. 2 gezeichnet und in natürlicher Grösse wieder gegeben.

Fig. 1. Schnitt durch den Hoden eines Katers. Die dunklen Partien stellen die interstitielle Substanz dar. Hermann.

Fig. 2. Schnitt durch den Hoden eines Katers. Der Epithelbelag ist fortgelassen. Zenker-Heidenhain. — Die grossen interstitiellen Zellen.

Fig. 3. Hoden der Maus. Hermann. Schwach entwickelte interst. Substanz, dagegen Fettrandzone.

Fig. 4 a. Katerhoden. Hermann. Bei *K* grosses Kanälchen mit keilförmigem Fettkorn.

Fig. 4 b. Nächster Schnitt der Serie, Reste des Fettkorns.

Fig. 5 a—c. Katerhoden. Hermann. Die verschiedenen Stadien der Fettkörnchenströmungen beim Kater. Kanälchen in der Wandung der Tubuli.

Fig. 6 a—c. Mäusehoden. Hermann. Die verschiedenen Stadien der Fettkörnchenströmungen bei der Maus.

Fig. 7. Einige Kanälchen ohne den zugehörigen Epithelbelag.

Fig. 8. Spermatozoen vom Hund mit Fettcylindern.

(Laboratorium für allgemeine Pathologie an der Kön. Universität Florenz. Direktor Prof. A. Lustig.)

Beitrag zur Kenntniss der Sekretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schilddrüse.

Von

Dr. **Gino Galeotti,** Assistenten.

Hierzu Tafel XIII.

Zahlreiche Untersuchungen haben bereits mit Sicherheit festgestellt, dass das Corpus thyreoideum eine echte Drüse ist, in welcher Sekretionsvorgänge stattfinden, denen vollkommen ähnlich, welche in anderen Drüsen des Organismus vor sich gehen. Die Wichtigkeit dieses Organs für die allgemeine Oekonomie und für den regelmässigen Vorgang des Stoffwechsels ist gegenwärtig durch zahllose Experimente, durch die Exstirpation, durch die Verpflanzung der Drüse und durch die Inokulation der Schilddrüsensäfte sicher nachgewiesen.

Was die Erklärung der Funktion dieser Drüse betrifft, so liegen zwei Hypothesen vor: entweder stellt die Schilddrüse ein Exkretionsorgan dar, entzieht also dem Blute gewisse schädliche Stoffwechselprodukte, verändert oder zerstört sie, oder sie sondert eine Substanz ab, welche als Antitoxin gegen die toxischen Produkte des Stoffwechsels wirkt, welche sich im Blute vorfinden, und deren weitere Zersetzung veranlasst, so dass sie weniger schädlich, oder durch die echten Sekretionsorgane leichter eliminirbar werden. Diese zweite Hypothese scheint die natürlichste.

Jedenfalls hat mich die Idee, die Funktion der Schilddrüse müsse in Beziehung zu der Gegenwart toxischer Produkte im Kreislaufe stehen, und die Zunahme dieser Stoffe müsse die Funktion der Drüse anregen, dazu veranlasst, den Mechanismus dieser Funktion auf die jetzt zu beschreibende Weise zu studiren. Auf diesem Wege waren mir Wyss, Andersson,

und Hürthle vorausgegangen, deren Versuche ich in der Folge anzuführen Gelegenheit haben werde.

Die sehr reiche Bibliographie über die Schilddrüse ist ausführlich in verschiedenen Veröffentlichungen niedergelegt, von denen ich nur, als die neuesten und vollständigsten, die von Masorin (1), Farmaneck und Hašcowec (2) und die von Ewald (3) anzuführen brauche.

Alle bibliographischen Ausführungen von meiner Seite werden dadurch überflüssig, und ich behalte mir nur vor, die Autoren zu citiren, die in letzter Zeit ihre Untersuchungen über diesen Gegenstand veröffentlicht haben.

Ich habe die Sekretionsprozesse der Schilddrüse nur vom cytologischen Gesichtspunkte aus studirt und mich nur mit den feinen Veränderungen beschäftigt, welche im Kern und im Cytoplasma der secernirenden Epithelien vor sich gehen. Ich habe mich einer Färbungsmethode bedient, welche speciell zu diesem Zwecke bestimmt ist, und über die ich in zwei früheren S. 312 citirten Arbeiten ausführlich gesprochen habe. Ich halte es daher für überflüssig, hier die Beschreibung zu wiederholen und will nur erwähnen, dass dabei das Cytoplasma, das Karyoplasma und andere acidophile Elemente der Zelle graugrün, die basophilen Elemente mit Ausnahme des Nucleins lebhaft grün, das Nuclein, die chromatische Membran des Kerns und die Zellkörnchen fuchsinroth gefärbt werden. Ich bemerke ferner, das die Färbung gewisser Substanzen durch saures Fuchsin nicht von einer chemischen Verwandtschaft dieser Substanzen mit dem Fuchsin, sondern von deren physischem Zustande, ihrer Dicke und Kompaktheit abhängt.

Hier muss ich noch darauf aufmerksam machen, dass, wenn ich bisweilen bei der Beschreibung der von mir gemachten Beobachtungen mich des Ausdrucks „fuchsinophil" bediene, dies nur zur Vereinfachung der Beschreibung geschieht, und nicht, weil ich eine Wahlverwandtschaft der sich mit saurem Fuchsin färbenden Körper mit diesem Farbstoff annähme.

In der Schilddrüse färbt sich das Cytoplasma und das Karyoplasma der Follikel-Epithelien graugrün, wie ich schon sagte. Unter den transitorischen Elementen, deren Gegenwart also mit der Funktionsthätigkeit der Zelle in Beziehung steht, finden sich einige im Allgemeinen ziemlich kleine Körnchen, die

sich mit Fuchsin färben, und andere, grobe Körnchen, die acidophile Reaktion zeigen und sich gleichförmig graugrün färben. Auf dieselbe Weise färbt sich die die Follikel anfüllende Colloidsubstanz.

Als Versuchsthier wählte ich die Schildkröte (Emys europaea), und zwar aus einem Grunde von durchschlagender Wichtigkeit, weil nämlich die die Schilddrüsen-Alveolen auskleidenden Epithelien bei diesem Thier sehr gross sind. Ausserdem sind diese Schildkröten sehr widerstandsfähig und ertragen mit Leichtigkeit die schwersten Operationen; auch für toxische Substanzen im Allgemeinen sind sie wenig empfindlich.

Von der oben genannten Idee über die Funktion der Schilddrüse ausgehend injicirte ich einigen Schildkröten verschiedene Substanzen, welche man als toxische Produkte des Stoffwechsels betrachten kann.

Die Injektionen wurden (mit den in destillirtem Wasser aufgelösten Stoffen) unmittelbar in die Bauchhöhle mit einer Pravaz'schen Spritze ausgeführt.

Anderen Schildkröten injicirte ich die organischen Säfte von Schildkröten, die vor einiger Zeit der Exstirpation der Schilddrüse unterworfen worden waren. Hier will ich noch einige Worte über die Art der Ausführung dieser Operation hinzufügen, welche man sehr leicht und schnell verrichten kann, ohne dass das Thier dabei nur einen Tropfen Bluts verliert [1]).

Ich durchbohrte das Schild mit einer Trepankrone von 17 mm Durchmesser, indem ich die Spitze längs der Mittellinie und genau in der Mitte des dritten Schuppenpaares einsetzte. Ich nahm die Scheibe von Hornsubstanz weg und durchschnitt mit der Schere die dünne Muskelschicht; dann zog ein Assistent den Kopf und die Vorderbeine nach oben und aussen. Hierauf zeigte sich unter einer dünnen, aponeurotischen Membran die Schilddrüse, an der Stelle der Gabelung der grossen Herzgefässe liegend. Mit zwei feinen Pincetten zerriss ich die Membran, entblösste die Drüse und isolirte sie, immer mit der Spitze des Instruments, von den grossen Gefässen, indem ich die kleinen, zu ihr tretenden Gefässe zerquetschte, ehe ich sie zerriss. Auf

---

1) Ueber die Thyreoidektomie bei niederen Thieren vergl. Christiani (4).

diese Weise konnte ich, den Gebrauch der Scheere vermeidend, jeden Blutverlust verhüten. Dann brachte ich die Scheibe wieder an ihren Platz, belegte sie mit ein wenig Watte und schloss die Wunde mit Siegellack.

Nun gehe ich zur ausführlichen Beschreibung meiner Experimente über.

Beschreibung der Experimente.

Schildkröte *A*, Gewicht 400 gr. Am 22. Apr. 1895 Injektion einer einprocentigen Harnstofflösung. Am 22. eine weitere, ähnliche Einspritzung. Am 23. dritte Injektion; am 24. Tödtung. Nichts bemerkenswerthes bei der Sektion.

Schildkröte A_2, Gewicht 420 gr. Injektion der einprocentigen Harnstofflösung auf folgende Weise: Am 22. Apr. 2 ccm, am 23. 3 ccm, am 24. 4 ccm, am 26., 27., 28., 29., 30., jedesmal 5 ccm. Am 2. Mai 6 ccm. Am 7. Mai wurde sie getödtet, als sie im Sterben lag. Nichts bemerkenswerthes bei der Sektion. Die Schilddrüse ist nicht vergrössert.

Schildkröte *B*, Gewicht 410 gr. Am 20. März Injektion einer einprocentigen Lösung von Leucin. Am 21. 2 ccm. Am 24. Tödtung des Thieres. Nichts bemerkenswerthes bei der Sektion. Schilddrüse ein wenig vergrössert.

Schildkröte *C*, Gewicht 393 gr. Am 28. Mai Injektion von 3 ccm einer einprocentigen Kreatinlösung. Am 27. zweite, gleiche Einspritzung. Am 30. dritte von 2 ccm. Am 31. Tödtung. Nichts bemerkenswerthes bei der Sektion. Schilddrüse ein wenig vergrössert.

Schildkröte *D*, Gewicht 385 gr. Am 26. März Injektion von 2 ccm einer einprocentigen Lösung von Glycocholsäure. Am 27. dasselbe, am 28. 3 ccm. Am 29. Tödtung des Thieres. Die Schilddrüse ist merklich vergrössert.

Schildkröte *E*, Gewicht 405 gr. Sie wird ebenso behandelt, wie die vorige, aber mit Taurocholsäure. Auch hier ist die Schilddrüse vergrössert.

Schildkröte F_1, Gewicht 390 gr. Injektion einer einprocentigen Lösung von Harnsäure in folgenden Mengen: am 25. Apr. 2 ccm, am 26. 3 ccm, am 27. 4 ccm, am 28., 29. und 30. 5 ccm, am 1. und 2. Mai 5 ccm, am 3. wird sie getödtet. Sie zeigt deutliches Oedem unter der Haut des Halses und der Hinter-

beine. In der Bauchhöhle viel seröse Flüssigkeit. Die Schilddrüse ist nicht vergrössert.

Schildkröte F_2, Gewicht 410 gr. Am 2. Mai Injektion derselben Harnsäurelösung in der Menge von 2 ccm. Am 3. gleiche Injektion. Am 4. Einspritzung von 3 ccm. Am 5. Tödtung. Nichts bemerkenswerthes bei der Sektion.

Schildkröte *G*, Gewicht 430 gr. Am 21. März Injektion von 2 ccm einer einprozentigen Lösung von Xanthin. Am 22. und 23. weitere solche Einspritzungen. Am 24. Tödtung. Nichts auffallendes bei der Sektion.

Schildkröte *H*, Gewicht 395 gr. Am 22. April Injektion von 1 ccm einer 25procentigen Lösung von salzsaurem Neurin. Am 23. 2 ccm. Am 24. ist das Thier am Sterben. Nichts besonderes bei der Sektion; Schilddrüse nicht vergrössert.

Schildkröte *K*, Gewicht 400 gr. Erhält 20 Tage lang Einspritzungen von 2—5 ccm normalen Menschenurins. Sie stirbt und zeigt bei der Sektion Oedem und Erguss in die Bauchhöhle. Die Schilddrüse ist nicht vergrössert.

Schildkröte *I*, Gewicht 390 gr. Erhält am 25. April eine Injektion von 5 ccm frischer Ochsengalle. 24 Stunden darauf ist sie sterbend. Bei der Sektion findet sich sehr reichliches Serum in der Bauch- und Pleurahöhle. Die Leber ist vergrössert. Die Schilddrüse ist dreimal grösser, als im Normalzustande und sieht aus wie eine Blase voll durchscheinender Flüssigkeit.

Schildkröte *M*, Gewicht 420 gr. Am 21. April wird nach der angegebenen Methode die Hälfte der Schilddrüse exstirpirt. Das ausgeschnittene Stück wird sogleich fixirt (M_1). Am 22. Injektion von 4 ccm frischer Ochsengalle. Am 23. ist sie sterbend. Bei der Sektion finden sich dieselben Zustände, wie bei dem vorhergehenden Experimente. Die zurückgebliebene Hälfte der Drüse hat keine Blutung veranlasst. Die Oberfläche des Schnittes ist mit dünnem Coagulum bedeckt. Diese Hälfte ist stark vergrössert. Sie wird sogleich fixirt (M_2).

Schildkröte *N*, Gewicht 375 gr. Ich erwärme im Marienbade 15 Minuten lang bis zum Kochen ein wenig Blutserum vom Ochsen in vorgerücktem Fäulnisszustande und filtrire. Am 1. März injicire ich dieser Schildkröte 3 ccm davon, am 2. und 3. ebensoviel. Am 4. tödte ich sie. Nichts bemerkenswerthes bei der Sektion. Die Schilddrüse ist nicht vergrössert.

Die Eingeweide dieses Thieres werden fein zerrieben und in wenig Wasser bei einer Temperatur von 14—16° der Fäulniss überlassen.

Schildkröte *O*, Gewicht 380 gr. Ich filtrire die soeben besprochene Flüssigkeit durch Leinwand. Am 8. März injicire ich 5 ccm davon dieser Schildkröte. Am 10. ist sie sterbend. Nichts bemerkenswerthes bei der Autopsie. Die Schilddrüse ist nicht vergrössert.

Experiment *P*. Ich führe die Thyreoidektomie an einer normalen Schildkröte aus. Keine Blutung; das Thier hält sich viele Tage lang unbeweglich ohne auffallende Erscheinungen zu zeigen. Nach 16 Tagen zeigt sich Oedem am Halse, sodass das Thier den Kopf nicht in den Panzer zurückziehen kann. Dann erscheinen Kontrakturen der Vorderbeine. Diese sind nach aussen gestreckt, und es gehört eine gewisse Anstrengung dazu, um sie wieder in ihre natürliche Lage zu bringen; sobald man sie sich selbst überlässt, kehren sie in die erste Stellung zurück. Ich nehme nun das zur Verschliessung der Oeffnung im Panzer wieder eingesetzte Scheibchen heraus, und es fliesst viel gelbliches Serum aus, welches ich sorgfältig sammle. Ich ziehe das Herz heraus, welches ich öffne, um das Blut ausfliessen zu lassen, welches ich mit dem genannten Serum mische. Bei der Sektion überzeuge ich mich, dass die Operation keine Blutung veranlasst hat; die Eingeweide sind reich an Wasser. Ich injicire nun die Mischung von Blut und Wasser einer anderen Schildkröte von 410 gr Gewicht in der Menge von 5 ccm, am folgenden Tage 2 ccm, und 3 Tage darauf tödte ich diese Schildkröte. Nichts bemerkenswerthes bei der Sektion. Die Schilddrüse ist nicht vergrössert.

Experiment *Q*. Ich exstirpire einer starken, normalen Schildkröte die Schilddrüse. Nach 20 Tagen zeigt sie Oedem und bewegt sich fast nicht mehr. Ich tödte sie und entnehme ihr die Eingeweide, die ich fein zerreibe und 12 Stunden lang in wenig Wasser stehen lasse. Ich filtrire dann durch Leinwand und drücke stark aus. Ich injicire 5 ccm dieser Flüssigkeit einer 420 gr schweren Schildkröte. Am folgenden Tage eine zweite, gleiche Einspritzung. Nach 24 Stunden tödte ich das Thier. Nichts besonderes bei der Sektion — die Schilddrüse ist nicht vergrössert.

Experiment *R*. Schildkröte von 385 gr Gewicht. Ich injicire ihr 2 cgr Pilocarpin, in wenig Wasser gelöst. Nach einer Stunde hat das Thier eine Flüssigkeit aus der Kloake ausgestossen; aus dem Maule und den Nasenlöchern fliesst reichlicher Schaum. Nach 14 Stunden wird sie getödtet. Nichts auffallendes bei der Sektion; Schilddrüse nicht vergrössert.

Experiment *S*. Im verflossenen Jahre, als ich diese Versuche kaum begonnen hatte, entwickelte sich in einer kleinen Gruppe von Schildkröten, die ich besass, eine Epidemie. Fast alle diese Thiere starben in kurzer Zeit und zeigten in ihrem Blute einen Mikroorganismus, von dem ich Kulturen anlegte, ohne ihn genau bestimmen zu können. Vielleicht handelte es sich um den Hydrophilus fuscus. Ich unterbrach damals meine Experimente, entnahm aber einigen an der Infektion gestorbenen Thieren die Schilddrüse und behandelte sie auf die gewöhnliche Weise mit der Absicht, in diesem so günstigen Falle den Einfluss der Infektion auf die Funktion der Drüse zu untersuchen. Leider verlor jedoch das Bakterium durch die Kultur seine Virulenz, und diese Studien mussten unterbrochen werden. Ich werde also jetzt hier nur von den mikroskopischen Beobachtungen sprechen können, die ich an jenen Schilddrüsen gemacht habe, welche eines natürlichen Todes gestorbenen Thieren entnommen und in ganz frischem Zustand fixirt worden waren.

Ich beginne mit der Beschreibung der Erscheinungen, welche in den Epithelien der Schilddrüse vor sich gehen und betrachte zuerst die Zellen von Drüsen solcher Thiere, denen keine Injektion gemacht worden war. Wenn die Thätigkeit der Schilddrüse wirklich mit der Gegenwart von toxischen Stoffwechselprodukten im Kreislauf in Beziehung steht und sie von ihnen gereizt wird, so begreift man leicht, dass diese Drüse auch bei den in normalen Verhältnissen lebenden Thieren in einem Zustand von mittlerer Funktionsthätigkeit begriffen sein muss, denn diese Stoffwechselprodukte werden fortwährend im Organismus hervorgebracht und ausgeschieden. Die Autoren, welche die Sekretionserscheinungen dieses Organs studirt haben, stimmen in der Annahme einer solchen fortdauernden, mässigen Sekretion überein, und auch meine Beobachtungen bestätigen diese Thatsache. Aber, wie es auch in vielen anderen Drüsen der Fall ist, nicht alle Zellen sind zu gleicher Zeit in Thätigkeit. Auch oberflächliche

Beobachtung genügt, um zu beweisen, dass im Allgemeinen in der normalen Schilddrüse nur die Epithelien einiger Follikel sich in Sekretionsthätigkeit befinden und oft sind nicht einmal alle Zellen eines Follikels in diesem Zustande, sondern bisweilen nur die einer Wand, oder auch nur einige vereinzelte Elemente. Es scheint also in der Funktionsthätigkeit der Schilddrüse eine Abwechselung von Perioden der Thätigkeit und der Ruhe für die einzelnen Gegenden der Drüse einzutreten.

Diese Erscheinung ist dem Studium der Sekretionsvorgänge sehr günstig, denn man kann so an demselben Präparate alle ihre verschiedenen Perioden beobachten, ja sogar sehr oft an demselben Follikel.

Ich will nur einige Worte über den Bau der Epithelzellen sagen, welche die Follikel auskleiden. Ihre Höhe schwankt bei der Schildkröte zwischen 18 und 24 μ, ihre Breite zwischen 8 und 12 μ. Ihr runder Kern hat 6—10 μ Durchmesser; er liegt immer in der Basalgegend der Zelle, ausgenommen in besonderen Fällen von Degeneration, von denen ich zuletzt sprechen werde. Das Cytoplasma dieser Zellen ist, frisch beobachtet, homogen; nach der Fixirung nimmt es das charakteristische Aussehen des homogenen, coagulirten Protoplasma an, und man sieht in ihm weder Fibrillen, noch protoplasmatische Stränge. Ich habe auch niemals einen Saum oder eine Flimmerfaser (wie Andersson angiebt) an der Seite wahrnehmen können, welche frei nach der Follikelhöhle gerichtet ist. Der Kern hat eine dünne, chromatische Membran, er enthält oft eine einzige Chromatinmasse (Nuclein) in centraler Lage, bisweilen ist diese in zwei kleine Schollen getheilt, welche immer nahe bei einander bleiben. Im Kerne sieht man auch die Körnchen, von denen ich jetzt sprechen will. Bei der Beobachtung der Sekretionserscheinungen der Schilddrüse habe ich natürlich die von Trambusti und mir bei unserem Studium über die Zellenthätigkeit erhaltenen Resultate beachtet[1]).

1) Trambusti, Contributo allo studio della fisiologia della cellula (Participazione del nucleo alla funzione di secrezione). Lo Sperimentale. Sezione di Biologia. A. XLIX. f. II. 1895.

Galeotti, Sulle granulazioni cellulari nei carcinosis. Il Policlinico. Vol. II. M fa 8. 1895.

Galeotti, Ueber die Granulationen in den Zellen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XII. H. 10. 1895.

Zum Theil war es der Zweck meiner Arbeit, zu untersuchen, ob der Mechanismus der Sekretion der Schilddrüsenepithelien mit dem der anderen von uns studirten Drüsenzellen übereinstimmte, oder davon abwiche. Hier folgen nun in kurzen Worten die Resultate meiner Beobachtungen.

Man findet häufig in Präparaten von der normalen Schilddrüse ganze Follikel mit Epithelien ausgekleidet, deren Kern mit Körnchen gefüllt ist, die mit Fuchsin gefärbt und von gleicher Grösse sind (Fig. 1). Im Cytoplasma dieser Zellen sieht man kein rothes Körnchen noch ein anderes Element der Sekretion. In anderen Zellen kann man dann diese endonuclearen Körnchen ihre Auswanderung aus dem Kern beginnen sehen. Einige erscheinen ganz in die chromatische Membran eingeschlossen, andere dem Kern sehr nahe, andere entfernen sich von ihm, indem sie einer Richtung folgen, welche der Längsaxe der Zelle entspricht (s. Fig. 2).

Oft vergrössern sich diese Körnchen auf ihrem Wege durch das Cytoplasma und sind bisweilen in der Nähe der freien Seite der Zelle viel grösser, als die, welche man im Kerne oder in der Mitte des Cytoplasmas sieht; dann liegen sie oft in kleinen Höhlungen des Cytoplasmas (siehe Figur 2). An der freien Seite der Zelle befreien sie sich von Cytoplasma und fallen in die Follikelhöhle, wo sie sich auflösen. Wenn man diese Resultate mit den an anderen Drüsen (Pankreas, Giftdrüse des Spelerpes, Magendrüsen von Spelerpes) gemachten Beobachtungen vergleicht, sieht man, dass sie einander vollkommen entsprechen.

Aber auch in den Schilddrüsenzellen von Schildkröten, die sich in normalem Zustande befanden, habe ich noch andere Elemente gesehen. Diese bestehen in kleinen runden Schollen, welche sich grün färben, ganz wie Colloidsubstanz. Ihr Durchmesser kann zwischen $^1/_2$ und 5 μ wechseln. In sehr vielen Zellen fehlen sie, in anderen sieht man nur eine, in andern drei oder vier. Sie liegen an verschiedenen Stellen des Cytoplasmas, bisweilen nahe am Kern (Fig. 5), bisweilen nahe am Austritt an der freien Seite

Trambusti, Contributo allo studio della fisiopatologia della cellula epatica. Estratto delle „Ricerche fatte nel Laboratorio di anatomia normale della R. università di Roma ed in altri Laboratorii biologici. Vol. V. f. 2. 1896.

der Zelle (Fig. 4). Was die Entstehungsart dieser Elemente betrifft, die man ohne Zweifel für identisch erklären kann mit dem chromophilen Thyreoidalsekret Andersson's (5, S. 203 und 204) und mit den Colloidtropfen, welche Hürthle (6) in den den Hauptzellen Langendorf's entsprechenden Zellen beschreibt, so kann ich folgendes sagen. Ich hatte zuerst geglaubt, sie entständen durch einen ähnlichen Mechanismus, wie z. B. in den Pankreaszellen die so genannten Nebenkerne, seien also ebenfalls Elemente von endonucleärem Ursprung, gingen ebenfalls aus dem Kerne in das Cytoplasma über, vergrösserten und vervielfältigten sich; aber dieser Hypothese stand die Thatsache entgegen, dass man niemals innerhalb des Kerns dergleichen acidophile Elemente zu sehen bekommt. Ich dachte auch, sie könnten durch Umbildung der schon beschriebenen rothen Körnchen entstehen, wie es z. B. in den Schleimdrüsen der Fall ist, aber auch diese Hypothese war unbefriedigend, denn ich habe niemals Uebergangsstadien von den rothen zu den grünen Körnchen finden können (was in den Schleimzellen deutlich ist), und dann weil, wenn eine Umbildung der ursprünglichen, sekretorischen, fuchsinophilen Körnchen stattfindet, diese Umbildung weit vom Kerne vor sich geht, wenn das fuchsinophile Körnchen schon angefangen hat, einen bedeutenden Theil des Cytoplasmas zu durchziehen. Im gegenwärtigen Falle kann man dagegen leicht beobachten, dass die grünen Tröpfchen sich an verschiedenen Stellen des Cytoplasmas bilden, meistens aber in der Nähe des Kerns, als an der Stelle, von der sie entsprungen sind, dass sie wachsen und wahrscheinlich nicht eher aus der Zelle ausgestossen werden, als bis sie ein gewisses Volumen erreicht haben.

Es ist zweifellos, und auch die angeführten Autoren nehmen es einstimmig an, dass diese Elemente Sekretionsprodukte sind.

Da nun auch die Produktion der fuchsinophilen Körnchen nach einem Typus zu Stande kommt, welcher ohne Zweifel einen Sekretionsvorgang darstellt, so vermuthete ich schon bei meinen ersten Beobachtungen, in den Zellen der Schilddrüse fänden zwei verschiedene[1]) von einander unabhängige Sekretionsprocesse statt,

---

1) Andersson beobachtete in den Schilddrüsenzellen pilocarpinisirter Hunde die Bildung von zwei verschiedenen Sekretstoffen: den einen in der Gestalt von färbbaren Körnchen (chromatophiles Sekret), und einen andern, flüssigen, in Vakuolen enthaltenen (chro-

wodurch zwei, solange sie im Zellkörper verweilten, durch ihre verschiedene Färbbarkeit von einander unterscheidbare Substanzen entständen. Nach ihrem Austritt aus der Zelle lösten sie sich auf und mischten sich mit einander, um jenes Sekret von unbekannter Natur zu bilden, welches unter dem Namen „Colloidsubstanz“ bekannt ist. Die Erscheinung einer doppelten Sekretion innerhalb derselben Zelle war für mich nicht neu, denn ich hatte Gelegenheit, sie in verschiedenen Drüsenzellen festzustellen, wie ich in der oben angeführten Arbeit beschrieben habe.

Die folgenden Beobachtungen, welche ich an den Schilddrüsen von Thieren nach Einspritzung der verschiedenen, oben angeführten Substanzen gemacht habe, bekräftigen meine angegebene Ansicht.

Ich halte es für nöthig, hier mit wenig Worten die in jedem einzelnen Falle gemachten mikroskopischen Beobachtungen anzuführen.

A_1. Keine bemerkenswerthen Unterschiede zwischen diesen Präparaten und denen von der normalen Drüse.

A_2. Follikel nicht vergrössert. — Die Colloidsubstanz, von normaler Dichte, füllt die Follikel fast genau aus. — Epithelien normal. — Keine Vakuolen. — In fast allen Zellen ein oder höchstens zwei hyaline, grün gefärbte Tröpfchen. — Fast nichts von fuchsinophilen Körnchen, weder im Cytoplasma, noch im Kern.

B. Follikel ein wenig grösser, als im Normalzustande und oft durch Anhäufung von Colloidsubstanz ausgedehnt. Diese scheint von normaler Konsistenz zu sein, aber ihre Menge ist offenbar vermehrt. In einigen Follikeln sind die Epithelien ein wenig abgeplattet, wie zusammengedrückt durch die Substanz, welche die Follikel erfüllt. Die Epithelien sind übrigens über-

---

matophobes Sekret). Er glaubt (S. 216), diese beiden so verschiedenen Substanzen hätten auch eine verschiedene physiologische Bedeutung; die chromophilen Körnchen seien das Resultat einer Thätigkeit des Cytoplasmas und könnten die Bedeutung von Cymogenkörnchen haben, wie man sie in den Zellen des Pankreas und der Darmschleimhaut findet. Auch Hürthle beschreibt zwei Sekretionsmechanismen; in dem einen Falle bildeten sich im Protoplasma die Tröpfchen von Colloidsubstanz, in dem anderen fiele das Protoplasma selbst einer echten Colloiddegeneration anheim. Hürthle ist der Meinung, diese zweite Sekretionsart habe für den Chemismus der Drüse eine von der ersteren verschiedene Bedeutung.

all normal, ihre Kerne zeigen keine Unregelmässigkeit und enthalten keine fuchsinophilen Körnchen. Im Cytoplasma sieht man weder fuchsinophile Körnchen, noch Vakuolen. In fast allen Zellen finden sich dagegen viele hyaline, grün gefärbte Tröpfchen von verschiedener Grösse. Einige von ihnen kann man in dem Augenblick sehen, in welchem sie in Begriff sind, aus dem Cytoplasma auszutreten. Diese hyalinen Kügelchen liegen zwischen dem Kern und der freien Oberfläche der Zelle (Fig. 6).

C. Das allgemeine Aussehen der Follikel ist von denen der normalen Schilddrüse nicht verschieden. Bei starker Vergrösserung zeigen sie sich reich an rothen Körnchen; von diesen sind diejenigen am grössten, welche vom Kern am weitesten entfernt sind. Auch im Kerne kann man viele fuchsinophile Körnchen sehen. In den Epithelien vieler Follikel findet man rothe Körnchen nur im Kerne, während sie im Cytoplasma fast ganz fehlen. In vielen Zellen, aber nicht in allen, erblickt man auch einen oder zwei hyaline, grüne Tropfen von ungefähr $^1/_2\,\mu$ Durchmesser; ihre Grösse ist dieselbe in allen Zellen, in denen sie sich finden.

D. Die Colloidsubstanz ist ziemlich sparsam in den Follikeln, so dass fast immer ein merklicher Raum zwischen dieser Substanz und der Epithel-Auskleidung vorhanden ist. Sie scheint auch dichter, als gewöhnlich. Die Epithelialzellen erscheinen der Länge nach etwas vergrössert, aber ohne Anzeichen von Degeneration. In fast allen Follikeln ist das Cytoplasma voll fuchsinophiler Körnchen von gleichmässiger Grösse. Auch die Kerne zeigen deren einige. In keiner Zelle sieht man die gewöhnlichen grünen, hyalinen Tropfen (Fig. 7).

E. In diesen Präparaten wiederholt sich mit überraschender Aehnlichkeit das Bild, welches mir die Schilddrüse der vorhergehenden Schildkröte darbot.

F_1. Follikel normal. Die Colloidsubstanz ist nicht vermehrt. Die Epithelien zeigen keine Alterationen. Man sieht in ihnen nur sehr wenige rothe Körnchen, und diese nicht in allen Zellen. Andere Zellen zeigen ein oder zwei grüne Tröpfchen von gleichförmiger Grösse, meistens in der Nähe des freien Randes der Zelle liegend.

F_2. Kein bemerkbarer Unterschied zwischen diesen Präparaten und denen von der normalen Schilddrüse.

G. Ich kann für dieses Experiment wiederholen, was ich

bei Experiment *C* gesagt habe. Auch in der Schilddrüse der so behandelten Schildkröte sah man sehr viele fuchsinophile Körnchen und einen oder zwei hyaline Tropfen; aber letztere nicht in allen Zellen (Fig. 8).

H. Follikel ein wenig vergrössert, aber die Colloidsubstanz füllt sie nicht ganz an. Die Epithelien sind von normalem Aussehen und zeigen oft Erscheinungen von vermehrter Sekretion; besonders die Produktion der hyalinen, acidophilen Substanz hat zugenommen, denn in sehr vielen Zellen sieht man 3—6 Tropfen von verschiedener Grösse. Dagegen sind die durch Fuchsin gefärbten Körnchen sowohl im Kern als im Cytoplasma ziemlich selten.

K. Die Follikel sind von normaler Grösse. Die Colloidsubstanz füllt im allgemeinen nicht den ganzen Follikel aus, sondern es bleiben mehr oder weniger breite Räume zwischen ihr und der Epithelialauskleidung.

Die Epithelien haben der Länge nach ein wenig zugenommen und bieten an manchen Stellen Zeichen von Degeneration dar, besonders darin bestehend, dass das Cytoplasma wie geschwollen, heller, und bisweilen von kleinen Vakuolen durchsetzt erscheint. Einige Kerne zeigen unregelmässigen Umriss und Diffusion der chromatischen Substanz. Es findet eine auffallende Zunahme der sekretorichen Erscheinungen statt, bestehend zumal in reichlicher Produktion der grünen, hyalinen Substanz, von der man fast in allen Zellen verschieden grosse, aber niemals sehr grosse Tropfen findet (Fig. 9). Die Kerne sind oft voll fuchsinophiler Körnchen, dagegen sieht man deren wenige im Cystoplasma, und wenn dies überhaupt vorkömmt, in isolirten Zellgruppen.

L. Die Follikel sind ausserordentlich erweitert, und daher haben ihre Durchschnitte entschieden polygonale Formen angenommen. Die Menge der Colloidsubstanz ist nicht vermehrt, darum bemerkt man zwischen ihr und der Epithelialauskleidung weite Räume, die während des Lebens des Thieres mit Flüssigkeit gefüllt sein mussten. So erklärt sich das makroskopische Aussehen der dunklen Schilddrüse, die ich beschrieben und mit einer Blase voll durchscheinender Flüssigkeit verglichen habe. Diese Flüssigkeit, welche in den Follikeln vorhanden war, darf man wahrscheinlich nicht als von vermehrter Sekretion der Epithelialzellen herrührend betrachten, denn die Epithelien zeigen

keine von jenen Erscheinungen, welche für alle zur Produktion ziemlich flüssiger Sekrete bestimmter Zellen charakteristisch sind; vielleicht ist sie durch die Lymphräume oder durch die Intercellularräume eingedrungen[1]).

Die Auskleidungsepithelien sind ein wenig abgeplattet, bieten aber kein Zeichen von Degeneration dar. Ihr Cytoplasma enthält eine ausserordentliche Menge von rothen, kleinen, gleichförmigen Körnchen. Diese sind besonders reichlich in den seitlichen Theilen der Zellen, sparsam dagegen in den zentralen

---

1) In Bezug auf die Untersuchungen, welche das Vorhandensein einer Beziehung zwischen der Gegenwart von Gallenstoffen im Blut und der Thätigkeit der Schilddrüse nachgewiesen haben, erinnere ich hier an folgendes: Hürthle (6) beobachtete, dass bei durch Unterbindung des Ductus choledochus ikterisch gemachten Hunden die Schilddrüse stark vergrössert war; bei der mikroskopischen Untersuchung fand er bedeutende Erhöhung der Sekretionsvorgänge. Dieselbe Wirkung erhielt er bei dem durch Toluendiamin hervorgerufenen Icterus. Er glaubt, die in der Galle enthaltenen Stoffe könnten die Schildrüse zu ungewöhnlich starker Sekretion anregen. Er sagt auch, diese seine Experimente würden den Ausgangspunkt für Untersuchungen bilden, welche Substanzen es sind, welche die Schilddrüse in physiologischen und pathologischen Zuständen zur Sekretion anregen.

Müller wiederholte den ersten Versuch Hürthle's an Hunden und Katzen, und fand, dass bei Katzen keine Vermehrung der Sekretion stattfindet; bei Hunden sah er die Drüse vergrössert, den Inhalt der Follikel vermehrt kurz, das Bild eines Colloidkropfs in leichtem Grade. Dieser Autor hatte nur an zwei Hunden experimentirt und wollte daher nicht mit Sicherheit schliessen, dass diese Vermehrung der Funktionsthätigkeit der Schilddrüse von dem Reiz der im Blut der Versuchshunde umlaufenden Galle herrühre, oder ob es sich nicht um einen leichten, von selbst entstandenen Kropf handele, wie man ihn bei Hunden nicht selten antrifft.

Ich halte es auch für zweckmässig, die Beschreibung vollständig anzuführen, welche eben dieser Autor (S. 153) von dem mikroskopischen Bilde giebt, das die Schilddrüse zweier Hunde nach Unterbindung der Gallengänge darbot: „Ich konnte in den Follikelzellen keiner der beiden Drüsen colloidähnliche Tropfen, wie sie Hürthle beschrieben hat, auffinden. Hier und dort sah man in den sehr dünnen Schnitten (6—8 μ) nach Behandlung mit Flemming'scher Lösung im Protoplasma ganz feine, schwarze Punkte; dem Follikelinhalt ähnlich gefärbte Substanz liess sich im Zellinhalt nicht nachweisen."

Offenbar stimmt diese Beschreibung mit den auch von mir beobachteten Erscheinungen überein.

Theilen. Man sieht ihrer auch eine mässige Zahl zwischen dem Kern und der Membrana propria. Auch die Kerne enthalten eine mässige Anzahl. Die grünen, hyalinen Tröpfchen fehlen ganz (Fig. 10).

M_1. Man sieht das gewöhnliche Bild der normalen Schilddrüse, das heisst, man findet Zellengruppen in verschiedenen Sekretionszuständen, bald mit den rothen Körnchen, bald mit den grünen Tropfen.

M_2. Dasselbe Bild, wie das bei Schildkröte *L* beschriebene.

N. Follikel vergrössert und fast genau mit Colloidsubstanz angefüllt. Diese scheint weniger konsistent als gewöhnlich. Die Epithelien zeigen keine Degenerationszustände. Sie enthalten zahlreiche rothe Körnchen, viel grösser, als in normalen Fällen, die sich auch im Kerne und in allen Theilen des Cytoplasmas vorfinden. Wenige Zellen enthalten einen oder zwei hyaline Tropfen, in jedem Falle von ungefähr gleicher Grösse (Fig. 13).

O. Follikel nicht vergrössert. Zwischen der Colloidsubstanz und der Epithel-Auskleidung finden sich nicht grosse Räume. Die Colloidsubstanz ist konsistenter, als normal. Nicht in allen Follikeln befinden sich alle Zellen in vermehrter Sekretion; diejenigen, in denen es der Fall ist, zeigen im Allgemeinen folgendes Aussehen:

Man sieht zahlreiche rothe Körnchen, sowohl im Kern, als im Cytoplasma; an den letzteren sieht man deutlich, dass sie viel grösser sind, als die an der freien Oberfläche der Zelle liegenden. Einige von diesen grossen Körnchen sieht man schon reif in der Zelle selbst. Ausserdem bemerkt man mitten im Cytoplasma, ganz nahe am Kern, einen grossen (3—4 μ) grünen hyalinen Tropfen, seltener deren zwei (Fig. 11 und 12).

Es ist auffallend, dass die Vermehrung der Produktion der fuchsinophilen Körnchen immer von dem Auftreten dieses grossen hyalinen Tropfens begleitet ist.

P & Q. In den von diesen Experimenten stammenden Präparaten traf ich keine Thatsachen an, die mir eine grössere Intensität der Sekretionserscheinungen der einzelnen Zellen bewiesen. Das von den Epithelien dieser Schilddrüsen gelieferte Bild war ungefähr dem der normalen Schilddrüse gleich. Man konnte jedoch eine Zunahme der Sekretionsthätigkeit bemerken, indem

man die Zellen häufiger im Thätigkeitszustande fand, als in normalen Fällen.

R. Die Follikel sind ein wenig ausgedehnt, während die Colloidsubstanz nicht besonders vermehrt ist; es finden sich daher ziemlich breite Räume der Colloidsubstanz und die Epithel-Auskleidung. Die Epithelien zeigen die gewöhnliche Form, sind aber doch ein wenig breiter als die Norm und stehen dicht beisammen, als wenn sie sich gegenseitig komprimirten. Eine Eigenthümlichkeit, welche sogleich in die Augen fällt, ist ihre verminderte Färbbarkeit. Das Cytoplasma ist sehr hell und man sieht in ihm bisweilen zahlreiche kleine Vakuolen. Auch der Kern ist ziemlich hell, die Kernmembran wenig deutlich, der Inhalt wenig färbbar und fast ganz homogen, die chromatische Masse ist angeschwollen. Unter den Sekretionserscheinungen ist folgende die wichtigste: man sieht zahlreiche Gruppen von Zellen, in denen nahe an der freien Oberfläche sich eine kleine Gruppe von fuchsinophilen Körnchen von gleichförmiger Grösse findet (Fig. 15). Bisweilen sind einige von ihnen im Begriff, aus dem Protoplasma der Zelle in die Höhle des Follikels auszutreten.

In anderen Fällen sieht man einige Körnchen im mittleren Theile der Zelle wie im Begriff, sich nach der genannten freien Oberfläche zu begeben. Uebrigens bemerkt man in keiner Zelle endonucleäre, fuchsinophile Körnchen, und ebensowenig habe ich jemals hyaline Tropfen in irgend einer Zelle gesehen. Bei der Beobachtung einer grossen Zahl von Zellen habe ich mich überzeugt, dass durch die Wirkung des Pilocarpins die fuchsinophilen Körnchen weder vermehrt noch vergrössert werden, dass aber die normaler Weise im Kern und im Cytoplasma der Schilddrüsenepithelien vorhandenen an dem am meisten peripherischen Theile der Zelle versammelt sind und aus ihr auszutreten streben. Kurz, ich glaube, dass das Pilocarpin die Schilddrüsenzelle nicht zur Vermehrung ihrer Sekretionsprodukte angeregt hat, sondern nur zur schnelleren Elimination der im Augenblicke der Vergiftung mit diesem Alkaloid schon vorhandenen. Dies steht in Zusammenhang mit der Thatsache, dass in Folge dieser Vergiftung grössere Wassermengen das Cytoplasma durchflossen haben müssen, was aus dem hydropischen Zustande dieser Epithelien (Anschwellung, geringere Färbbarkeit des Protoplasmas, Gegenwart von Vacuolen) und aus der anzunehmenden Gegen-

wart von reichlicher Flüssigkeit in den Follikeln hervorgeht. Wie bekannt, vermehrt das Pilocarpin in der That bei den Sekretionen das Mengenverhältniss des Wassers [1]).

S. Die Follikel sind nicht vergrössert, noch ist die Colloidsubstanz reichlicher. Die Epithelien zeigen keine Degenerationserscheinungen und man kann in ihnen die verschiedenen Phasen beider Sekretionsprozesse wahrnehmen.

In einigen Zellen sieht man viele fuchsinophile Körnchen, von denen die am grössten sind, welche in der Nähe der freien Oberfläche liegen (Fig. 14). In anderen befinden sich viele fuchsinophile Körnchen in Cytoplasma und in Kernen, in ersteren auch ein oder zwei Tropfen grüner, hyaliner Substanz. In anderen sieht man ausser den rothen Körnchen mitten im Cytoplasma einen grossen Tropfen derselben hyalinen Substanz.

Ueber die Resultate dieser meiner Experimente kann man, wie mir scheint, folgende Betrachtungen anstellen. Der Vergleich zwischen den Präparaten von der Schilddrüse normaler Schildkröten mit den von den Drüsen solcher Thiere herstammenden, die Injektionen einiger stickstoffhaltigen Substanzen erhalten hatten, welche als toxische Produkte des Stoffwechsels oder der Fäulniss zu betrachten sind, beweist offenbar, dass diese Substanzen fähig sind, die Epithelien der Schilddrüse zu stärkerer Sekretion anzuregen, als im Normalzustande. Die Stoffwechselprodukte, welche im Organismus in ungefähr gleichen Mengen hervorgebracht werden, sind wahrscheinlich die gewohnten Reize, die die Schilddrüse in einem Zustande von mässiger Funktionsthätigkeit erhalten; wenn aus irgend einem Grunde die Menge dieser Substanzen im Kreislaufe zunimmt, wachsen auch die Sekretionsvorgänge, und vielleicht besteht innerhalb gewisser Grenzen ein gewisses Verhältniss zwischen beiden, das ich aber bis jetzt nicht habe nachweisen können.

---

1) Wyss [citirt bei Andersson (5)] fand, dass das Pilocarpin bei Hunden und Katzen zu übermässiger Sekretion anzuregen vermag, wie es auch bei den Schleimdrüsen durch dieses Alkaloid geschieht. Andersson setzte die Untersuchungen von Wyss fort und behauptet ebenfalls, dass das Pilocarpin fähig ist, die Schilddrüse zur Sekretion auzuregen, besonders zur Produktion von chromophobem Sekret, denn in den Schilddrüsenzellen pilocarpinisirter Thiere fand er die grössten und zahlreichsten Vakuolen.

Ferner haben diese meine Untersuchungen das bestätigt, was die Beobachtung der Präparate von normalen Schilddrüsen mich hatte vermuthen lassen, dass nämlich in den secernirenden Epithelien die Ausscheidung zweier verschiedenen Stoffe durch zwei verschiedene Mechanismen vor sich geht. Die eine Substanz wird mit demselben Mechanismus hervorgebracht, mit dem die Sekretionserscheinungen in den Zellen der Enzyme erzeugenden Drüsen auftraten. Dies sind die fuchsinophilen Körnchen von endonucleärem Ursprung, welche sich bei dem Durchgange durch das Cytoplasma vergrössern und in die Drüsenhöhle ergiessen, ohne ihre Färbbarkeit durch Fuchsin zu verlieren. Die andere, keine basophilen Eigenschaften besitzende Substanz bildet sich unmittelbar im Cytoplasma in der Gestalt hyaliner Tropfen von verschiedener Grösse, welche dann auch in die Drüsenhöhle austreten. Ich füge noch hinzu, dass sich unter den secernirten Stoffen keine Flüssigkeiten zu befinden scheinen, wie es doch bei einigen Drüsenzellen der Fall ist, und was sich dann durch die Bildung von Vakuolen zu erkennen giebt; denn man sieht fast niemals Vakuolen innerhalb des Cytoplasmas, und wenn sie vorhanden sind, haben sie wahrscheinlich degenerativen Ursprung. Bei der Vergiftung durch Pilocarpin stellen diese Vakuolen vielleicht, wie ich schon andeutete, einen Hydrops der Zelle dar. Auch in dem Falle reichlichen Auftretens von Wasser in den Follikeln, wie es bei der Vergiftung mit Galle stattfindet, zeigt sich keine Vakuolisation im Cytoplasma.

Aber die interessanteste Thatsache, welche bei meinen Experimenten ans Licht gekommen ist, war die, dass einige toxische Substanzen die Produktion des einen Sekretionsstoffes angeregt haben, andere die des anderen, und noch andere endlich die Absonderung beider zugleich.

Diese Thatsache beweist, dass in der That in den Epithelien zwei von einander unabhängige Sekretions-Mechanismen vorhanden sind, die einem verschiedenen physiologischen Zwecke dienen. Den allgemeinen Gesetzen der Zweckmässigkeit und Ausgleichung gemäss, welche alle Organismen beherrschen, ist es natürlich, daran zu denken (wenn die Sekrete der Schilddrüse in der That, wie es wahrscheinlich ist, eine antagonistische Wirkung gegen die Stoffwechselprodukte ausüben), dass die Gegenwart gewisser

solcher Produkte die Schilddrüse gerade zur Absonderung desjenigen Sekrets anregt, welches ihnen entgegenwirken soll[1]).

Aus dem Gesichtspunkte dieser Idee könnten hinreichend zahlreiche Experimente über die so dunkle Frage nach dem Chemismus der Schilddrüse Licht verbreiten, und man könnte z. B. erforschen, welche Gruppen von toxischen Substanzen zur Absonderung des einen oder des anderen Sekrets anregen und die chemische Verbindung zwischen diesen Erscheinungen aufklären. Meine in dieser Beziehung allzu unvollständigen Versuche erlauben mir nicht, eine Hypothese aufzustellen, ich begnüge mich damit, die von mir beobachteten Erscheinungen festzustellen.

Die einfachsten Produkte des Stoffwechsels, wie Harnstoff und Harnsäure regen, auch in starker Dosis injizirt, die Schilddrüse nicht zu einer viel stärkeren Sekretion an, als die normale. Diese Substanzen sind wahrscheinlich für sich allein unfähig, die Thyreoidea überhaupt zur Sekretion zu stimuliren, denn nach Injektion kleiner Mengen tritt keine Vermehrung des Sekrets ein (Exp. A_1 und F_2), und dies geschieht nach mehrfach wiederholten Einspritzungen (Exp. A_2 und F_1), wenn, vielleicht durch den Zustand chronischer, urämischer Vergiftung in der Schildkröte andere toxische Substanzen von endogenem Ursprung auftreten.

Eine Vermehrung der Produktion der mit Fuchsin färbbaren Körnchen wurde hervorgebracht durch Injektion von Galle und Gallensäure allein (Exp. *D, E, L, M*), dagegen erfolgte Zunahme der hyalinen Tropfen durch Einspritzung von Leucin, menschlichem Urin und salzsaurem Neurin (Exp. *B, H, K*), Die Sekretion beider Produkte nahm zu durch die Infektion mit Hydrophilus fuscus und durch Injektion von Creatin, Xanthin und fauligen Substanzen (Exp. *S, C, G, O, N*). In diesem letzteren Falle hatte ich offenbar ein Gemisch verschiedener Substanzen

1) Tarner (S. 565) glaubt, der Kropf rühre von Hypersekretion der Schilddrüse her, welche durch im Organismus cirkulirende Gifte stimulirt werde, und da er gesehen hat, dass in gewissen Fällen der Inhalt der Follikel andere Eigenschaften besitzt als die, welche das Sekret der Schilddrüsenfollikel bei anderen strumösen Individuen aufweist, so glaubt er, dass in beiden Fällen eine Funktionssteigerung mit gleichzeitiger qualitativer Veränderung des Sekrets der Thyreoidea unter dem Einfluss verschiedener Gifte stattfinde.

in den Kreislauf eingeführt, daher ist es leicht erklärlich, dass Vermehrung beider Sekretionsprodukte eintrat.

Von geringerer Bedeutung waren die Exp. *N* und *A*.

In der That erwartete ich wichtigere Resultate davon. Man muss jedoch bedenken, dass bei den Schildkröten, bei denen der Stoffwechsel so wenig kräftig ist, die Menge der toxischen Substanzen, die sich nach Exstirpation der Schilddrüse im Blute anhäufen können, von geringer Bedeutung sein muss. Wie schon gesagt, blieben viele Thiere nach der Operation ziemlich lange am Leben. Und wenn bei den der Thyreoidea beraubten Schildkröten, von denen ich bei der Beschreibung der Experimente gesprochen habe, auch eine hinreichende Anhäufung von giftigem Material stattfand, um die Intoxikationserscheinungen deutlich zu machen, so begreift man leicht, dass bei Injektion nur eines Theils des Bluts und der organischen Säfte in andere Schildkröten, durch diese kleine Menge in letzteren keine bemerkenswerthe Vermehrung der Sekretion hervorgebracht wurde.

Von meinem Willen unabhängige Gründe hinderten mich, an der Schildkröte das Blut von Säugethieren zu versuchen, welche Zeichen von schwerer Intoxikation in Folge der mangelnden Funktion der Schildrüse darboten, aber ich beabsichtige, auf diesen Gegenstand zurückzukommen.

Ich muss noch etwas über eine andere Beobachtung hinzufügen, die mir bisweilen in einigen Zellen der Schilddrüse aufgefallen ist. Ich meine die vollständige Umbildung dieser Elemente in eine hyaline, homogene Substanz, welche sich färbt wie die Colloidsubstanz der Follikel. Handelt es sich in diesen Fällen um übermässige Produktion der einen der von diesen Epithelien ausgeschiedenen Substanzen (die sich grün färbende Substanz), oder um eine Degenerationserscheinung der Epithelzellen? Diese Frage, welche sehr wichtig ist, sowohl in Bezug auf die Erklärung der Sekretionsvorgänge in der normalen Schilddrüse, als auf die Fragen nach der Bildung des Kropfes, ist von verschiedenen Autoren verschieden beantwortet worden[1]).

---

1) Bekanntlich hat Langendorf den Namen Colloidzellen solchen Zellen der Schilddrüse beigelegt, welche sich ziemlich häufig an den Wänden der Follikel vorfanden und homogenes, hyalines Protoplasma und dieselbe mikrochemische Reaktion aufwiesen, wie die

Ich für mein Theil kann darüber nur folgendes sagen:

Zellen, deren Cytoplasma zum grösseren oder geringeren Theil in hyaline, homogene Substanz verwandelt ist, finden sich in meinen Präparaten ziemlich selten; man muss bisweilen mehrere Regionen durchsuchen, ehe man einige davon findet. Sie sind fast niemals vereinzelt, sondern zu Gruppen von drei oder vier verbunden; bisweilen, aber ziemlich selten, zeigen alle Zellen einer Follikelwand dieses hyaline, homogene Aussehen. Man findet sie nicht häufiger in Schilddrüsen, die zu stärkerer Sekretion angeregt worden sind; wenn in diesen bisweilen das Cytoplasma fast ganz von zahlreichen, grossen, grünen Tropfen eingenommen wird, so hat dies mit der echten homogenen Umbildung, von der hier die Rede ist, nichts zu thun.

Colloidsubstanz. Er sah ferner das Zusammenfliessen der Elemente, welche diese Eigenschaften darboten und hielt diesen Vorgang für eine Rückbildungserscheinung und für das Resultat einer Thätigkeit des Protoplasmas. Hürthle (l. c.) ist der Meinung, diese Colloidzellen entständen durch Anhäufung einer ausserordentlichen Menge von Colloidsubstanz in den Maschen des Protoplasmas. Sie würden dann durch vollständige Colloidmetamorphose ihres Protoplasmas (Schmelzung des Epithels) zu Grunde gehen, und, wie ich schon andeutete, ein anderes Sekretionsprodukt bilden, als das, welches durch den Mechanismus der Bildung der kleinen Colloidtropfen in Cytoplasma entsteht.

Reinbach (8) behauptet, im Struma bilde sich der grösste Theil der Colloidsubstanz auf andere Weise, als in der normalen Schilddrüse (durch Sekretion), nämlich durch Degeneration der Epithelzellen der Follikel, welche bei diesem Vorgange ein besonderes Aussehen annähmen (Siegelringzellen).

Andersson (l. c. S. 209) widerspricht in dieser Beziehung der Ansicht Langendorf's und drückt sich so aus: „Nach meinen Erfahrungen sind also die Colloidzellen nicht die secernirenden Elemente des Schilddrüsenepithels, sondern sie stellen Stadien der im Absterben begriffenen Follikelzellen dar."

Er sagt, an diesen Zellen beginne die Colloidmetamorphose im Cytoplasma, und gleichzeitig erschienen Degenerationsvorgänge im Kerne, bestehend in Unregelmässigkeit des Umrisses und chromatolytischen Erscheinungen im Innern.

Müller (9) sagt, auch an der Bildung der Colloidsubstanz des Kropfes nehme der Sekretionsvorgang Theil. Man kann jedoch auch die Bildung von Colloidzellen beobachten, und dann wird dieser Vorgang als eine zufällige Degenerationserscheinung betrachtet, wie man sie auch in den normalen Drüsen wiederfinden kann.

Die hyaline Umbildung beginnt gewöhnlich im Basaltheile der Zelle zwischen der Membrana propria und dem Kern und verbreitet sich nach und nach, indem sie den Kern nach deren freier Seite hindrängt. In einigen Fällen, wenn die Zelle vollständig umgewandelt ist, nimmt der Kern eine vollständige Randstellung ein (Fig. 16). Dagegen erscheinen bei der Sekretion der grün gefärbten Substanz die Tröpfchen zwischen dem Kern und dem freien Rande, und bei der Zunahme drängen sie den Kern vielmehr nach der Basis der Zelle.

Der Kern dieser Zellen zeigt auch Degenerationserscheinungen, bestehend besonders aus Unregelmässigkeit des Umrisses, stärkerer Färbbarkeit des ganzen Karyoplasmas und Verschwinden der Körnchen.

Aus allen diesen Gründen glaube ich die Ansicht Müller's annehmen zu können, um die Natur dieser Metamorphose dieser Schilddrüsenepithelien zu erklären.

Vielleicht dass in einigen, durch häufige kurz auf einander folgende Sekretionsvorgänge erschöpften Zellen, Degenerationserscheinungen auftreten, wodurch das Cytoplasma sich in eine homogene, hyaline Substanz verwandeln kann, von der wir jedoch nicht wissen, ob sie mit der Colloidsubstanz identisch ist, oder nicht. Dies ist der Fall, wie Müller sagt, in manchen Sekretionszellen, besonders in Schleimdrüsen und würde einfach ein Zeichen des Alters dieser Zellen darstellen. Diese Idee könnte auch durch die Beobachtung bestätigt werden, dass die Degeneration im Allgemeinen mehr kleine Gruppen von Epithelien, als einzelne Zellen betrifft, und wie ich schon sagte, sind es bei der normalen Sekretion immer Zellengruppen, bisweilen alle einer Follikelwand aufsitzend, die gleichzeitig in Funktion getreten sind, sodass die Perioden der Thätigkeit und der Ruhe bei mehreren neben einander liegenden Zellen auf gleiche Weise abwechseln.

Ob nun diese vereinzelten Degenerationserscheinungen eine besondere Wichtigkeit für die Bildung der Colloidsubstanz in der in normaler oder übermässiger Thätigkeit begriffenen Schilddrüse haben, kann ich nicht entscheiden. Soviel ist gewiss, dass in der Mehrzahl der Follikel sich die Colloidsubstanz ohne den Einfluss solcher Degenerationserscheinungen, durch die blosse Sekretionsthätigkeit der Epithelien bildet, welche ihre Wände auskleiden.

Florenz, im Mai 1896.

Literatur.

1. Masorin, Aperçus généraux sur la physiologie du corps thyreoïde. Revue de questions scientifiques. Bruxelles Avril 1894. Ref. Revue neurol. 1894. Nr. 9.
2. Farmaneck u. Haškowec, Beitrag zur Lehre über die Funktion der Schilddrüse. Wien, Hölder 1896.
3. Ewald, Die Erkrankungen der Schilddrüse und Cretinismus. Wien, Hölder 1896.
4. Cristiani, Effets de la Thyroïdectomie chez les reptiles. Arch. de phys. norm. et path. 1895. A. 27. p. 356.
5. Andersson, Zur Kenntniss der Morphologie der Schilddrüse. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1894.
6. Hürthle, Beiträge zur Kenntniss der Sekretionsvorgänge in der Schilddrüse. Pflüger's Arch. 1894. Bd. 56. S. 1.
7. Tarner, Beiträge zur pathologischen Anatomie des Morbus Basedowii mit besonderer Berücksichtigung der Struma. Virchow's Archiv. 1896. S. 509. Bd. 143. H. 3.
8. Reinbach, Ueber die Bildung des Colloids in Strumen. Ziegler's Beiträge. Bd. XII. 3. H. p. 596. 1894.
9. Müller, Beiträge zur Histologie der normalen und erkrankten Schilddrüse. Ziegler's Beiträge XIX. 1. H. 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Die Fig. 1—5 und 16 stellen Epithelzellen der Thyreoidea von der normalen Schildkröte dar. Auch die anderen stellen Epithelzellen von Schilddrüsen von Schildkröten dar, welchen Injektionen verschiedener Substanzen gemacht worden waren, wie im Texte erklärt ist. Die Beobachtungen wurden mit einem Mikroskop von Reichert gemacht. Apochr. Obj. hom. Imm. mm, Kompensationsoculare 6, 8. 12. Um in den Zeichnungen die Verhältnisse der verschiedenen Elemente festzuhalten, führte man mittelst des Mikrometeroculars die Messung der Länge und Breite des Cytoplasmas der gewählten Zelle, des Durchmessers des Kerns und der grünen, hyalinen Tropfen aus. Diese Dimensionen wurden dann auf das Papier übertragen im Verhältniss von 1 : 2000.

Fig. 1. Zahlreiche fuchsinophile Körnchen innerhalb des Kerns. Vorbereitung der Zelle zur Sekretionsthätigkeit.

Fig. 2. Eine Zelle während eines nicht sehr kräftigen Sekretionsvorganges. Einige Körnchen sind im Begriff, aus dem Kerne in

das Cytoplasma auszutreten. Andere liegen in verschiedenen Gegenden des Cytoplasmas. Die am meisten peripherischen sind die grössten und liegen in kleinen, runden Höhlen.

Fig. 3. Erscheinen von drei kleinen, hyalinen, acidophilen Tropfen ausserhalb des Kerns, aber an ihm festhaftend. Wenige fuchsinophile Körnchen innerhalb und ausserhalb des Kerns.

Fig. 4. Eine Zelle in ähnlichem Zustand, wie die vorigen. Die hyalinen Tropfen sind jedoch zahlreicher.

Fig. 5. Zelle, welche den Uebergang fuchsinophiler Körnchen aus dem Kern in das Cytoplasma zeigt.

Fig. 6. Zelle von der Schildkröte *B*. Zunahme der Sekretion der hyalinen, acidophilen Substanz. Das Cytoplasma ist voll grüner Kügelchen von verschiedener Grösse.

Fig. 7. Zelle von Schildkröte *D*. Vermehrte Produktion von fuchsinophilen Körnchen. Das Cytoplasma ist ganz voll dieser gleichmässig grossen Körnchen.

Fig. 8. Zelle von Schildkröte *G*. Auffallende Menge fuchsinophiler Körnchen und hyaliner Substanz im Cytoplasma.

Fig. 9. Zelle von Schildkröte *K*. Vermehrte Produktion der hyalinen Substanz.

Fig. 10. Zelle von Schildkröte *L*. Vermehrte Produktion fuchsinophiler Körnchen. Keine hyaline Scholle.

Fig. 11 u. 12. Zelle von Schildkröte *O*. Die am meisten peripherischen fuchsinophilen Körnchen sind grösser, als die andern. In der Mitte der Zelle, nahe am Kern, eine einzige hyaline Scholle von bedeutender Grösse.

Fig. 13. Zelle von Schildkröte *N*. Vermehrte Produktion rother Körnchen. Doch ist auch eine Scholle von hyaliner Substanz vorhanden.

Fig. 14. Zellen von Schildkröte *S*. Eine Gruppe von wenigen, sehr grossen Körnchen in dem vom Kerne entferntesten Theile des Cytoplasmas.

Fig. 15. Zellen von Schildkröte *R*. Protoplasma homogen, hell. Kern ebenfalls hell. In einer Zelle eine kleine Gruppe von Körnchen im Begriff, aus der freien Seite auszutreten, in der andern eine Körnchengruppe in der Mitte des Protoplasmas und eine Reihe von gleichen Körnchen zwischen dieser Gruppe und dem Kern. Man bemerkt das Streben der Körnchen, den Zellkörper in der Richtung seiner Längsachse zu durchziehen.

Fig. 16. Zwei Zellen aus der Gl. thyreoidea einer normalen Schildkröte, welche zwei verschiedene Stadien von (Colloid ?) Degeneration zeigen; in der einen Zelle ist die degenerative Metamorphose unvollständig und hat nur den basalen Theil der Zelle betroffen; in der anderen ist fast das ganze Cytoplasma degenerirt, und der Kern ist im Begriff, aus der Zelle ausgestossen zu werden.

(Aus dem II. anatomischen Institute zu Berlin.)

Ueber den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel.

Von

Dr. **Ladislaus Szymonowicz,**
Privatdocent an der Universität Krakau.

Hierzu Tafel XIV.

Die Literatur über den Bau der Nervenendigungen im Entenschnabel und hauptsächlich der Grandry'schen Körperchen ist im Laufe der Jahre sehr umfangreich geworden. Die in den letzten Jahren erschienenen Abhandlungen bringen neue Thatsachen bei, welche mit den früheren Erfahrungen im Widerspruche stehen. Auch bezüglich der Entwicklung dieser Nervenendigungen begegnen wir in der Literatur zwei Anschauungen, welche sich widersprechen, ja sogar sich gegenseitig ausschliessen. Seit einer Reihe von Jahren mit Untersuchungen über den Bau der Nervenendigungen beschäftigt, schien es mir von dem höchsten Interesse, auch diese Frage mit unseren neuesten Methoden einer gründlichen Bearbeitung zu unterziehen.

Material und Methode.

Bei den vorliegenden Untersuchungen verwendete ich bloss eine Entengattung, nämlich die Hausente, und zwar kamen sowohl erwachsene als junge Thiere (3- und 5tägige) zur Untersuchung. Zum Studium der Entwicklung der Nervenendigungen musste ich Enteneier im Brutofen bei 38° C. ausbrüten. Da Enteneier ein äusserst zartes Material bilden, ist es erklärlich, dass kaum die Hälfte das nöthige Alter erreichte, die übrigen Embryonen gingen in den Eiern schon in früheren Stadien zu Grunde. Um bei der Entwicklung alle nöthigen Uebergangsstadien zu erhalten, musste ich eine ganze Reihe von Embryonen und namentlich vom 15. bis zum 28. Tage verwenden.

Zur Fixirung des embryonalen Materials diente mir hauptsächlich Osmiumsäure und Pikrinsublimateisessig[1]), dagegen bediente ich mich bei erwachsenen und jungen Thieren verschiedenartigster Fixirungsflüssigkeiten wie: 1% Osmiumsäure, Flemming'scher und Hermann'scher Flüssigkeit, Mischung von Sublimat und Osmiumsäure (12 Theile gesättigte + 2 Theile 2% Lösung), gesättigter Sublimatlösung in physiologischer Kochsalzlösung ohne oder mit Zugabe von 1% Essigsäure, Pikrinsublimateisessig, Zenker'scher und Müller'scher Flüssigkeit, 3% Salpetersäure, absoluten und 70% Alkohols. Indem ich sodann das derart fixirte Material auf die bekannte Art durch progressiv stärkeren Alkohol brachte (beziehungsweise nach vorausgegangenem Auswaschen in fliessendem Wasser), bettete ich dasselbe in Paraffin oder Celloidin ein.

Das so vorbereitete Material färbte ich theils mittelst Carmin, Hämatoxylin, Vesuvin, Safranin, theils nach der M. Heidenhain'schen Methode (Eisenalaunhämatoxylin) mit oder ohne Vorfärbung in Bordeaux, schliesslich bediente ich mich auch der Weigert'schen Fibrinfärbungsmethode. Die M. Heidenhain'sche Methode und die gewöhnliche Färbung in schwachen Lösungen von Hämatoxylin nach Böhmer geben die besten Bilder des Zellenbaues. Ueberdies wendete ich spezielle zur Färbung von Nerven dienende Methoden an. Ich führe hier vor allem Ranvier's Goldmethode an (8 Theile 1% Goldchloridlösung + 2 Theile Ameisensäure nach vorherigem Kochen). Diese Methode gibt sehr distincte Bilder sowohl der beiden Arten der Endigungen in den Nervenkörperchen, als auch der freien Nervenendigungen, besonders wenn störende Niederschläge oder eine zu starke Mitfärbung anderer Gewebe in den Schnitten in 1/4% Cyankaliumlösung gelöst werden. Die Schnitte werden dann sorgfältig in Wasser gewässert, dann in Alkohol entwässert und in Canadabalsam montirt.

Solche bereits seit 5 Jahren von mir aufbewahrte Präparate haben von ihrer ursprünglichen Schönheit nichts eingebüsst. Leider kann diese Methode zur Färbung von Nervenendigungen bei Embryonen wegen der ausserordentlichen Zartheit dieses Materials nicht angewendet werden. Von derartigem Material gibt jedoch die Färbung mittelst Methylenblau vorzügliche Resul-

1) Wässr. conc. Pikrinsäurelösung 250, conc. Sublimatlösung 250, Aqu. dest. 500, Eisessig 12 ccm.

tate. Diese Methode wendete ich auf folgende Weise an: Mittelst eines Rasirmessers machte ich dünne Flächenschnitte (gegen $^1/_2$—1 mm dick) von der Wachshaut am Oberschnabel oder von der Schleimhaut des unteren Schnabels und färbte dieselbe auf dem Objektträger in einer schwachen Lösung von Methylenblau in 0,5 % Kochsalzlösung, indem ich das Fortschreiten der Färbung bei schwacher Vergrösserung kontrollirte. Nach Ablauf von circa 3—4 Viertelstunden, als die Färbung schon ausreichend war, fixirte ich dieselben in der Bethe'schen Mischung, indem ich darin die Präparate 16 bis 20 Stunden in Eis oder Schnee beliess. Oefters wendete ich eine reine 10 % Lösung von molybdänsaurem Ammonium ohne Zugabe von Wasserstoffsuperoxyd und Salzsäure, mit sehr gutem Erfolge an. Nach Ablauf dieser Zeit spülte ich die Stückchen 2 Stunden hindurch im fliessenden Wasser aus und brachte dieselben nach kurzer Alkohol- und Xylolbehandlung in Paraffin. Die Alkohole müssen gehörig abgekühlt werden, damit sie die Präparate nicht entfärben. Die Schnitte färbte ich mit Alaunkarmin oder Vesuvin nach. Diese Methode leistet ausserordentlich gute Dienste, wenn man berücksichtigt, dass man an dünnen Schnitten mit Immersion das Verhältniss des Endes der Nervenfaser zur Umgebung untersuchen kann, nachdem man vorher die Kerne und Grenzen der umgebenden Zellen in Contrastfarben dargestellt hat. Die mittelst dieser Methode angefertigten Präparate übertreffen alle anderen an Schönheit und Klarheit des Bildes. Das gleichzeitige Mitfärben des Bindegewebes und der elastischen Fasern beziehungsweise Gefässe und einiger Zellen findet nur bei minder gelungenen Präparaten statt und im schlimmsten Falle lässt sich auch hier die Nervenfaser von anderen mitgefärbten Elementen unterscheiden. Ich muss meine Verwunderung aussprechen, dass diese so ausgezeichnete Methode bisher so wenig Verbreitung gefunden hat, wie dies aus den, in der letzten Zeit auf dem Gebiete der Neurologie veröffentlichten Abhandlungen zu ersehen ist.

Ich beginne mit der Beschreibung der Einzelheiten, welche an den Nervenendigungen ausgewachsener Thiere wahrzunehmen sind.

A. Grandry'sche Körperchen.

Es ist überflüssig, dass ich mich in eine weitläufige Darstellung der Ansichten über den Bau der Grandry'schen Körperchen einlasse. Den diesfälligen Bericht kann der Leser in

der letzten Abhandlung Geberg's über diesen Gegenstand finden. Ich werde den Bau dieser Körperchen so, wie derselbe auf Grund meiner Präparate sich darstellt, beschreiben und mich nur bei strittigen Fragen und neuen Einzelheiten länger aufhalten.

Was die Lage dieser Endgebilde betrifft, haben bereits ältere Autoren darauf aufmerksam gemacht, dass die Grandry'schen Körperchen in den mehr äusseren Schichten des bindegewebigen Theiles der Haut, manchmal dicht unter der Epidermis liegen, jedoch immer durch eine Schicht Bindegewebe von der Oberhaut geschieden sind. Sie sind immer mit ihrer Tastscheibe parallel zu der äusseren Fläche der Haut gelagert. Die Gestalt der Grandry'schen Körperchen ist in der Regel kugelig oder ovoid, wenn das Körperchen aus einer grösseren Anzahl von Zellen besteht.

Bezüglich der Grösse der Grandry'schen Körperchen finden wir bedeutende Unterschiede; in meinen Präparaten schwankt dieselbe von $8 \times 14\ \mu$ bis $40 \times 50\ \mu$.

Die Hauptbestandtheile eines vollkommen entwickelten Grandry'schen Körperchens sind folgende: Die bindegewebige Hülle, die Tastzellen (Deckzellen) und die Tastscheibe. Indem ich an die Beschreibung dieser Bestandtheile herantrete, beginne ich mit den Tastzellen. Ihre Zahl beträgt 1—5. Wenn auch einige Autoren ihre Zahl auf 7 beziffern, ist es mir nie gelungen, bei der erwachsenen Ente Körperchen mit so zahlreichen Tastzellen zu finden.

Von den einzelligen Körperchen wird später die Rede sein. Am häufigsten finden sich die zweizelligen Körperchen. Die aus 3 zusammengesetzten sind etwas seltener und aus 4 und 5 Zellen zusammengesetzte Körperchen trifft man nur ausnahmsweise an.

Die Deckzellen in zweizelligen Körperchen sind fast halbkugelförmig und erinnern an runde Laibe Brot. Diese Zellen sind mit ihren planen oder etras concaven Flächen gegen einander gekehrt, während die convexen Flächen nach aussen gewendet sind. Bei den aus mehreren Zellen zusammengesetzten Körperchen sind die an Polen derselben liegenden Zellen den Zellen der zweizelligen Körperchen vollkommen ähnlich mit dem einzigen Unterschiede, dass sie gewöhnlich flacher sind. Die zwischen jenen gelegenen Zellen sind scheibenförmig und liegen mit ihren planen Flächen den gleichen Flächen der an den

Polen liegenden Zellen an. Gewöhnlich sind die Zellen in den aus mehreren Zellen bestehenden Körperchen eine über der anderen so gelagert, wie eine Geldrolle. Neben dieser typischen Lagerung kommt es jedoch manchmal vor, dass eine oder zwei Zellen nicht in derselben Achse liegen, wie die anderen und indem sie im Längsschnitt des Körperchens eine mehr oder weniger keilförmige Gestalt annehmen, drängen sie sich gleichsam zwischen die anderen Zellen ein (Fig. 5, 17 u. 26). Wie sich dies aus dem bereits oben angegebenen Grössenverhältnisse der Körperchen ergiebt, zeigen die Zellen bezüglich der Grösse ebenfalls bedeutende Unterschiede. Das Plasma der Tastzellen zeichnet sich durch eine ausserordentliche Zartheit aus, denn bei Verwendung ungeeigneter Fixationsflüssigkeiten z. B. Alkohol, Sublimat, sieht man, dass die Zellen eine bedeutende Gestaltveränderung, welche sie dem wasserreichen und schrumpfbaren Plasma verdanken, erleiden. An solchen Präparaten gewahrt man rings um die Zellen Spalten, welche offenbar ein Kunstprodukt darstellen. Die Tastzelle besitzt einen, im Verhältniss zu ihrer Grösse, kleinen Kern (Fig. 1—8). Derselbe ist gewöhnlich rundlich, bläschenartig, mit einer deutlichen Kernmembran und enthält 1, 2 oder mehrere Kernkörperchen. Der Kern liegt im mittleren Theile der Zelle, gewöhnlich nahe an der planen oder convexen Oberfläche der Zelle; er ist manchmal sogar gegen die Peripherie so vorgeschoben, dass er eine Ausbuchtung der Zellenwand bewirkt. An der Oberfläche der Zellen sieht man eine dichtere, dunkler gefärbte Grenzschicht, die den Contour der Zellen scharf hervortreten lässt.

Indem ich mit einer eingehenden Beschreibung der Deckzellen beginne, will ich als Beispiel ein zweizelliges Körperchen anführen. An dem zur Nervenscheibe senkrechten Längsschnitt eines solchen Körperchens, welcher also auch senkrecht zur Oberfläche der Haut geführt werden muss, bemerken wir innerhalb des Plasmas der Zelle einen charakteristischen, ziemlich verwickelten Bau (Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7). Derselbe stellt sich in dem mittleren und in den peripheren Theilen der Zelle verschieden dar, so dass wir in der Zelle drei mehr oder weniger gleiche Felder bemerken, von denen die zwei peripheren denselben Bau besitzen. Dies ist auch natürlich, weil die beiden peripheren Theile dadurch entstanden sind, dass derselbe Ring zweimal durchschnitten wurde. In dem dunkler sich färbenden,

mittleren Theile, dicht an dem Kern, bemerken wir von einer Breitseite der Zelle zur anderen verlaufende Streifen. Dieselben sind bogenförmig, eigentlich hyperbolisch und mit ihrer Convexität dem Kerne zugewendet. Diese bogenförmigen Fasern färben sich stark mit Protoplasmafarbstoffen und lassen den zwischen ihnen liegenden Raum ungefärbt, wodurch das Bild der Streifung entsteht. Wir sind gewöhnlich im Stande, 4—8 dieser hyperbolischen Fasern auf jeder Seite zu unterscheiden. Die zwischen den Fasern liegenden Räume sind ungefähr von derselben Dicke wie die Fasern. In einer Anzahl von Zellen berühren sich die beiden dem Centrum zunächst liegenden Fasern im Punkte der grössten Convexität mehr oder weniger in gleicher Entfernung von der planen und convexen Oberfläche der Zelle, wenn nicht an dieser Stelle der Kern liegt (Fig. 1, 2, 3). Oberhalb und unterhalb der Berührungsstelle liegt ein von concaven Flächen eingeschlossener dreieckiger Raum. Man könnte diese Figur mit einer Sanduhr im optischen Längsschnitt vergleichen: der Hals, welcher den Sand durchlässt, entspricht mehr oder weniger der Stelle, an welcher die Fasern zusammentreffen, dagegen das der Nervenscheibe zugekehrte obere und das untere, dem Bindegewebe zugewendete Dreieck den beiden Sandbehältern. In einem dieser Reservoire und zwar in unserem Beispiele in jenem, welches der Nervenscheibe zugewendet ist, liegt der Kern (Fig. 2). Der Kern ist in diesem Falle gewöhnlich deformirt und ist dem Raum angepasst, welche die Fasern frei lassen, hat somit im Schnitt annähernd die Gestalt eines Dreieckes. Das zweite kernlose Reservoir der Sanduhr, welches in unserem Beispiele dem Bindegewebe zugewendet ist, hat einen ganz anderen Bau: Wir bemerken in ihm einige Fasern, welche parallel zu jenen verlaufen, welche die Wände des Sandbehälters bilden. Wenn der Kern der convexen Oberfläche der Zelle näher liegt, ändert sich die Sachlage nur insofern, dass er einen anderen Behälter der Sanduhr ausfüllt, während der Behälter, welcher der Nervenscheibe zugekehrt ist, das eben beschriebene Bild darstellt (Fig. 2, 3).

Die Sache verhält sich ganz anders, wenn der Kern im Centrum, in einer mehr oder weniger gleichen Entfernung von der planen und convexen Seite der Zelle liegt (Fig. 1). Er hindert in diesem Falle die Fasern an den Stellen der grössten

Convexität zusammenzutreffen. Dies kommt fast ausschliesslich bei mehr platten Zellen vor, welche sich in mehr als zweizelligen Körperchen finden. Dagegen finden wir bei zweizelligen Körperchen, welche uns bei dieser Beschreibung zur Grundlage dienten, den Kern gewöhnlich zur planen oder convexen Oberfläche der Zelle verschoben. Diese Verschiebung des Kernes scheint die Wirkung einer gewissen Kraft zu sein, welche die convexen Fasern auf den Kern ausüben. In einigen Fällen bemerken wir sogar gleichsam eine Spur des Weges, welchen der Kern gegen die Aussenfläche zurücklegte. Auch in den Fällen, in welchen die Deckzelle platt ist und der Kern im Centrum liegt, finden wir gleichsam den Beweis für diesen Einfluss der bogenförmigen Fasern auf den Kern. Der Kern ist in diesen Fällen oft länglich, so als ob er von beiden Seiten zusammengedrückt wäre, so dass er mit beiden Polen die planen Seiten der Tastzelle berühren kann.

Bei starker Vergrösserung sehen wir, dass die Fasern Varicositäten aufweisen und durch interfilare Räume oft sehr dünne Fibrillen ziehen, welche die aneinander grenzenden Fasern verbinden. Ausserdem sehen wir in dem Raume, welcher durch die Fasern nicht ausgefüllt ist und ohne Zusammenhang mit denselben, am häufigsten zwischen dem Kerne und der planen oder convexen Wand der Zelle Gruppen von lichtbrechenden Körnchen, welche mittelst Hämatoxylin und Eisenalaun sich intensiv schwarz färben (Fig. 1—4).

Wir gehen nun über zur Beschreibung der Seitentheile. An dem, wie oben angegeben, geführten Schnitte sind dieselben bedeutend heller, färben sich schwächer als der mittlere Theil und zeigen keinen so ausgeprägten Bau; wir bemerken darin bedeutend feinere Fasern als in der Mitte, welche vom oberen Theile der Seitenwand der Zelle ausgehend gegen die Bogen, welche den mittleren Theil bilden, verlaufen, wo sie abbiegen, einen Bogen mit einem sehr kurzen Radius bilden, und zu derselben Wand, jedoch zu ihrem unteren Theile zurückkehren. Sie verlaufen somit in der Form einer Parabel. Man kann kaum einige dieser Fasern an jeder Seite unterscheiden. Sie lassen zwischen sich grosse freie Räume übrig und verlaufen mehr oder weniger parallel, so dass eine Faser die andere zu umfassen scheint (Fig. 1, 2, 3).

Das Bild dieser Theile ist umso mehr verwischt, als zwischen diesen Fäserchen sich zahlreiche Fibrillen befinden, welche dieselben unter einander verbinden, so dass wir oft den Eindruck eines netzartigen Baues erhalten.

Ganz anders stellt sich das Bild einer quer durchschnittenen Zelle dar, welcher Schnitt, wie leicht erklärlich, keine der langen Wände der Zelle, sondern bloss ihre kurzen Seitenwände trifft. Eine so durchschnittene Zelle hat eine ungefähr kreisförmige Gestalt (Fig. 6, 8). Der Kern liegt, wenn der Schnitt ihn traf, im Centrum.

In der Zelle müssen wir zwei ungleichartig sich darstellende Theile unterscheiden.

Der eine bildet das Centrum der Zelle, der andere umfasst dasselbe ringförmig. Der letztere ist heller als der mittlere Theil und enthält sehr feine, vom Centrum gegen die Peripherie radiär ausstrahlende Fäserchen, welche unter einander mittelst zahlreicher, sehr feiner Fibrillen anastomosiren. Der mittlere Theil besteht aus concentrischen Kreisen in der Zahl von 4—8 und mehreren, welche gegenseitig ungefähr um ihre eigene Dicke von einander abstehen. Dieselben bestehen aus zahlreichen Körnchen, welche bei den durch die Mitte der Zelle geführten Schnitten sehr dicht neben einander gelagert sind, so dass man wirklich nicht in der Lage ist, dieselben zu trennen, während bei Schnitten, welche die Zelle näher der oberen oder unteren Fläche treffen, die Zwischenräume zwischen den Körnchen grösser sind, so dass man nicht einen zusammenhängenden Ring, sondern eine Reihe in concentrischen Kreisen gelagerter Körnchen erhält. Dieses verschiedenartige Bild, welches die Schnitte in verschiedenen Höhen der Zelle darbieten, macht uns das Bild der hyperbolischen Fasern, welche wir am Längsschnitt der Zelle bemerkten, verständlich; denn nimmt man den Längsschnitt allein zur Grundlage, so könnte man im Zweifel sein, ob die oben beschriebenen hyperbolischen Linien das Bild der so verlaufenden Fasern darstellen, oder ob dieselben den Durchschnitt von Lamellen bilden, welche die Gestalt einer Sanduhr haben, und concentrisch gelagert sind. Der Querschnitt belehrt uns hingegen, dass wir es hier mit Fäserchen zu thun haben, welche von der oberen zur unteren Fläche der Zelle bogenförmig verlaufen und welche an der engsten Stelle der Sanduhr, also ge-

wöhnlich in der Mitte der Zelle so dicht neben einander gelagert sind, dass sie einen zusammenhängenden Ring vortäuschen; dagegen müssen natürlich dort, wo dieselbe Menge früher dicht gelagerter Fasern sich in einem grösseren Raume ausbreitet, die Abstände zwischen denselben, in dem Masse, als sie sich dem oberen oder unteren Theile der Zelle nähern, immer grösser werden.

In dem äussern Theile der Zelle, welcher wie bereits erwähnt, den inneren Theil ringförmig umfasst, lässt sich das Bild des Längsschnittes mit dem des Querschnittes leicht in Einklang bringen. Im ersteren bemerkten wir Fäserchen, welche quer und mehr horizontal als vertical verliefen und zwischen denselben ein Netz. Dieselben Fasern treffen wir selbstverständlich im Horizontalschnitt im längeren oder kürzeren Verlaufe an und zwischen denselben natürlich ein gleiches Netz.

Solche Bilder bemerkte ich vor allem an den mit Sublimat, Sublimatessigsäure, Pikrinsublimatessigsäure, Zenker'scher Flüssigkeit und molybdänsaurem Ammonium fixirten Präparaten und der nachfolgenden Färbung mittelst der M. Heidenhain'schen Methode; die Streifen erscheinen sodann bedeutend stärker tingirt als der übrige Theil des Plasmas und nehmen eine blau-schwarze Farbe an. Bei der Verwendung von Flüssigkeiten, welche eher die Aufquellung als die Schrumpfung des Plasmas bewirken (Osmiumgemische), ist das oben beschriebene Bild zwar auch sichtbar, aber der Unterschied zwischen dem inneren und äusseren Theile der Zelle und der feinere Bau derselben tritt minder deutlich hervor.

Einige Autoren bemerkten diese Streifung gar nicht und leugnen deren Existenz (Key und Retzius und Izquierdo). Dostojewsky sagt, dass die Streifung aus ununterbrochenen Strichen oder Fäserchen besteht, dagegen stellen Merkel und Kultschizky die Behauptung auf, dass die Streifung dadurch zu Stande kommt, dass sich die Körnchen in Längsreihen aneinanderlegen.

Kultschizky bemerkt in den Grandry'schen Körperchen neben den Tastzellen die von ihm sogenannten „wandständigen Zellen". Diese Zellen unterscheiden sich nach der Ansicht dieses Autors dadurch, dass sie keine Streifung besitzen; das Plasma ist grobkörnig und färbt sich mittelst Osmiumsäure

dunkel. Der Kern ist kleiner als der der Deckzellen. Diese Zellen liegen an den Polen des Körperchens, in welchem man manchmal sogar zwei bemerkt. Das Verhältniss dieser Zellen zur Nervenscheibe soll dasselbe sein, wie das der gewöhnlichen Tastzellen.

Aehnliche Zellen sieht man wirklich manchmal in einigen Körperchen, man sollte sie jedoch nicht für Zellen anderer Art halten, sondern es ist wahrscheinlich, dass es sich hier nur um verschiedene physiologische Zustände handelt, sei es Passivität, sei es physiologische Degeneration oder endlich in der Entwicklung zurückgebliebene Deckzellen. Bei genauerer Betrachtung der Präparate bemerkt man nämlich den Uebergang von den durch Kultschizky beschriebenen Zellen bis zu den vollkommen typischen Deckzellen mit ihrer charakteristischen Streifung.

Wie bereits erwähnt, ist das Grandry'sche Körperchen von einer Hülle (Kapsel) umgeben; dieselbe besteht aus Bündeln von Bindegewebsfibrillen und zwischen denselben liegenden Zellen. Die Bindegewebsbündel bilden in der unmittelbaren Nähe des Nervenkörperchens ein zartes Geflecht. Zwischen den Bündeln liegen ovoide oder platte Bindegewebszellen. Die innere Fläche der Hülle ist mit einer Schicht von Endothelzellen austapezirt, wovon man sich überzeugen kann, wenn man bloss den äusseren Theil der Deckzelle sammt der dieselben bedeckenden Schicht des Endothels abschneidet. Es handelt sich hier um platte Zellen mit grossen Kernen.

Zwischen den einzelnen Deckzellen befindet sich als Vorsprung der Kapsel eine ringförmige Leiste, welche sich zwischen dieselbe in der Ausdehnung von ungefähr $^1/_6$ des Durchmessers der Zelle einschiebt, vergleichbar der Scheibenblende des gewöhnlichen Mikroskops. Diese Leiste, welche wir mit Hesse Scheibenring nennen wollen, wird natürlich durch die innere Schicht der Kapsel gebildet (Fig. 1—4, 7). Man sieht öfters den Kern der Endothelzelle zwischen die Ränder der Tastzellen eindringen. Hiervon kann man sich an den zur Oberfläche der Haut parallelen Schnitten am besten überzeugen. An solchen Schnitten sieht man innerhalb des Scheibenringes einige Kerne, die zu Zellen gehören, welche sich von den Zellen der inneren Schicht der Kapsel gar nicht unterscheiden. Eine radiäre Streifung

dieser Leiste konnte ich an einem solchen Schnitt niemals bemerken und bin der Ansicht, dass dieselbe, welche Hesse beschreibt und abbildet, auf die Streifung des Plasmas im peripheren Theile der Tastzelle, welche sammt dem Scheibenring abgeschnitten ist und dicht oberhalb oder unterhalb desselben liegt, zurückgeführt werden muss.

In jedes Grandry'sche Körperchen dringt eine markhaltige Nervenfaser ein, deren Achsencylinder, indem er während des Durchtrittes durch die Kapsel seine Hüllen verliert, in die Nervenscheibe (Endscheibe, Tastscheibe) übergeht. Die Henle-sche Scheide geht in das Bindegewebe der Kapsel über, dagegen nehmen die Mark- und Schwann'sche Scheide gewöhnlich ihr Ende beim Eintritt der Nervenfaser in die Kapsel.

Die Nervenfaser tritt gewöhnlich in der Ebene des Scheibenringes an das Grandry'sche Körperchen heran, und es entsteht so in dem Scheibenringe ein Schlitz und in der Zelle selbst ein Eindruck für die eintretende Nervenfaser (Fig. 8). Tritt dagegen die Nervenfaser in das Körperchen oberhalb oder unterhalb des Scheibenringes ein, so verläuft sie in diesem Falle zwischen der Aussenfläche der Zelle und der Kapsel und indem sie zwischen zwei sich berührende Innenflächen der Deckzellen eindringt, geht sie über in die Endscheibe. An die letztere tritt der Achsencylinder gewöhnlich von der Seite heran.

Die Tastscheibe liegt immer zwischen zwei Tastzellen, sodass in mehrzelligen Körperchen die Zahl der Tastscheiben nach der Formel von Ranvier immer um eins geringer ist als die der Deckzellen. Diese Regel trifft einmal nicht zu bei den einzelligen Körperchen, ferner nicht in den Fällen, in denen sich eine Tastzelle keilförmig zwischen zwei andere einschiebt (Fig. 5). Die Tastscheibe spaltet sich dann an dieser Zelle, so dass wir dann z. B. in einem vierzelligen Körperchen eine einfache und eine Zwillingstastscheibe haben.

Die Nervenscheibe eines jeden, aus zwei Zellen zusammengesetzten Körperchens steht mit dem Achsencylinder in einem unmittelbaren Zusammenhange, indem sie dessen scheibenförmig plattgedrücktes Ende bildet. Besteht das Körperchen aus mehr als zwei Zellen, so kann sich das Verhältniss der Nervenfaser zur Tastscheibe auf zweierlei Art gestalten. Entweder theilt sich der Achsencylinder vor dem Eindringen in

die Kapsel in eine der Zahl der Scheiben entsprechende Zahl der Fasern, von denen jede die Kapsel durchdringt und gegen ihre Scheibe verläuft oder der Achsencylinder geht in eine Scheibe über, welche ihrerseits einen Spross treibt, welcher um die Nachbarzelle herumlaufend von der Seite her in die folgende Scheibe eintritt. Manchmal bemerkt man sogar, dass eine Scheibe, welche in der Mitte eines aus vier Zellen bestehenden Körperchens liegt, zwei Sprossen treibt, von denen einer gegen die obere, der andere dagegen gegen die untere Scheibe abbiegt. Dieselbe (mittlere) Scheibe steht hier ausserdem in einem unmittelbaren Zusammenhange mit dem Achsencylinder (Fig. 10). In dem aus mehr als 3 Zellen zusammengesetzten Körperchen sind diese beiden Arten am häufigsten derart combinirt, dass die zu vier Scheiben verlaufende Nervenfaser sich ausserhalb der Kapsel in zwei Fasern theilt, welche in 2 Scheiben eindringen, die zwei anderen dagegen werden durch Fasern versorgt, welche von benachbarten Scheiben stammen (Fig 14).

Wir sehen somit, dass die Nervenscheibe nicht in jedem Falle die letzte Endigung der Nervenfaser darstellt, insofern als eine Faser nach Bildung einer ersten Scheibe dieselbe wieder verlässt und als verbindende Faser (Communicationsfaser) sich wieder zwischen zwei andere Deckzellen begibt, um daselbst eine neue Scheibe als letzte Endigung zu bilden. Wenn man jedoch den Standpunkt aufrecht erhält, dass die Nervenscheibe die Nervenendigung bilde, muss zugegeben werden, dass in diesem Falle eine Endigung drei Zellen versorgt und dass die verbindende Faser kein Achsencylinder, mit welchem sie bloss bei oberflächlicher Betrachtung der Gestalt nach übereinstimmt, sondern eine verschmälerte Nervenscheibe ist. Für diese Annahme spricht vor allem der Umstand, dass die verbindende Faser, wie bereits Kultschizky darauf aufmerksam machte und was auch ich bestätigen kann, manchmal eher die Gestalt eines Bandes als eines Fadens hat. Ferner dürften dafür jene Gebilde sprechen, welche wir oben als Zwillingsscheiben beschrieben haben. Man kann annehmen, dass die letzteren den Uebergang zu zwei ausgebildeten und mittelst eines flachen Bandes beziehungsweise Fadens mit einander verbundenen Scheiben bilden. Es ist dies eine nicht ganz ungerechtfertigte

Annahme. An embryonalen Präparaten, denen wir später einen besonderen Abschnitt widmen wollen, sehen wird häufig, dass die Nervenfaser sich zwischen den Tastzellen schlängelt und in diesem ganzen Raume als Nervenendigung gelten muss. Aller Wahrscheinlichkeit nach gehen diese Theile der Faser, welche zwischen den planen Wänden der Zellen liegen, in Scheiben über, indem sie die Rolle von Endapparaten übernehmen, während der übrige Theil der Nervenendigung, in dieser Beziehung unthätig, zwischen jenen als verbindende Faser vermittelt.

Ich bemerkte nie, dass die Nervenscheibe in zusammengesetzten Körperchen zwischen der Zelle und der Kapsel liegt, dieselbe war immer von beiden Seiten von Tastzellen umgeben (einzellige Körperchen selbstverständlich ausgenommen). Dagegen bemerkte ich einmal, dass in einem aus vier Zellen zusammengesetzten Körperchen zwischen der zweiten und dritten Tastzelle die Nervenscheibe fehlte und dass eine Anastomose die von einander durch zwei Tastzellen getrennten Scheiben verband (Fig. 16).

Die Tastscheibe ist immer mehr oder weniger rund oder oval, manchmal etwas eckig (Fig. 9—13). Am Längsschnitt des Körperchens, beim Querschnitt der Scheibe, stellt sich dieselbe als eine dünne Spindel dar, was dafür spricht, dass die Scheibe im mittleren Theile etwas dicker, gegen die Peripherie dagegen dünner ist (Fig. 1, 2, 3, 4, 7). Die Nervenscheibe ist dicker als der zwischen die Tastzellen eindringende Scheibenring und der letztere stellt gleichsam einen Rahmen für die Endscheibe dar.

Der feinere Bau der Nervenscheibe lässt sich studiren an vergoldeten oder mit Methylenblau gefärbten Präparaten. Betrachten wir zunächst die vergoldeten Präparate, so bemerken wir, dass der mittlere Theil der Nervenscheibe dunkler violettbraun gefärbt ist als der periphere Abschnitt derselben, mit Ausnahme eines kleinen Theiles, welcher immer in der Mitte der Scheibe liegt und der Lage nach, dem in der benachbarten Deckzelle gelegenen Kerne vollkommen entspricht (Fig. 9, 10, 12). Wenn wir berücksichtigen, dass, um einen zur Scheibe parallelen Schnitt zu erhalten, wir immer einen bedeutenden Theil der Deckzelle abschneiden, deren concentrisch gestreiftes Plasma rings um den Kern dunkler gefärbt ist, während der Kern selbst

hell bleibt, so werden wir uns über das obige Bild nicht wundern, denn die derart abgeschnittene Tastzelle leuchtet durch die Endscheibe durch. Bei der Durchsicht zahlreicher Präparate hatte ich öfters den Eindruck, dass die Unterschiede in der Intensität der Färbung nicht ausschliesslich von dem Durchleuchten der in verschiedenen Punkten verschieden gefärbten Deckzelle herrühren, sondern dass die Ursache davon auch in der Scheibe selbst liegt, deren ringförmiger oberhalb des uns bereits bekannten mittleren Theiles der Deckzelle gelegener Theil stärker gefärbt ist, als der mittlere Theil. Von der Richtigkeit dieser Annahme konnte ich mich vor allem an Präparaten überzeugen, in welchen der Schnitt parallel zur Scheibe geführt war, jedoch eine Hälfte derselben oberhalb der Zelle durch das Messer abgeschnitten war (Fig. 12). Wenn wir diese Präparate betrachten, sehen wir, dass ein Theil der Deckzelle und die Hälfte des Kernes von der Scheibe bedeckt sind, die andere Hälfte dagegen, über welcher die Scheibe abgeschnitten war, völlig frei liegt. In Folge dessen treffen wir den Kern in der freien Hälfte hell gefärbt, in dem mit der Scheibe bedeckten Theile etwas dunkler. Die mittlere Partie der Tastzelle ist in dem freien, durch die Scheibe nicht bedeckten Theile etwas dunkler gefärbt als der Kern, dagegen erscheint die Scheibe oberhalb des Restes dieses mittleren Theiles auffallend dunkel. Man könnte annehmen, dass diese Färbung gleich ist der Summe des Farbentons, in welchem sich der nackte mittlere Theil der Zelle darstellt und des Farbentons der ganzen Scheibe, welchen wir oberhalb des Kernes, natürlich in dem bedeckten Theile sehen können. Man hat jedoch den Eindruck, dass die Färbung der Scheibe oberhalb des inneren Theiles der Zelle bedeutend dunkler ist als dies der Summe dieser beiden Farbentöne entsprechen könnte, so dass ich geneigt bin anzunehmen, dass die Ursache dieser dunklen Färbung in der Scheibe selbst liegt. Ausserdem müssen wir berücksichtigen, dass die Ursache der so grossen Verschiedenheit der Farbentöne in dem Unterschiede der Dicke der Scheibe nicht liegen kann, weil man sich aus den Längsschnitten mit Leichtigkeit überzeugt, dass der oberhalb des Kernes liegende Theil der Scheibe in der Regel nicht dünner ist als der Rest. Diese Annahme könnte uns nur in dem Falle täuschen, wenn wir annehmen, dass in dem oben beschriebenen Falle die Scheibe in

ihrer Mitte durch die Kerne der beiden Tastzellen von oben und unten eingebuchtet ist. Ich gestehe zu und eine genauere Beschreibung der Tastscheibe wird es noch besser aufklären, dass in diesem Falle der unmittelbar oberhalb des Kernes liegende Theil der Tastscheibe etwas schwächer gefärbt werden könnte.

Wenn wir die Scheibe von oben betrachten, sehen wir sehr genau, dass der Achsencylinder, indem er sich in der Nervenscheibe ausbreitet, gleichzeitig Fibrillenbündel in dieselbe entsendet, welche sich theilen und fächerförmig innerhalb derselben ausbreiten. Diese Fibrillen dringen vom Punkte des Eintrittes des Achsencylinders gegen die Peripherie der Scheibe vor (Fig. 9, 13). An vergoldeten Präparaten ist es schwierig, diese Fibrillen bis zur Peripherie zu verfolgen, weil sie oft nahe derselben gewöhnlich undeutlich werden. Manchmal bemerkt man, dass die Fibrillen an der Stelle, welche den Kernen der Deckzellen entspricht, ausweichen und einen seiner Form entsprechenden Bezirk frei lassen. In diesem Mangel an Fibrillen oberhalb des Kernes könnte man die Ursache der schwächeren Färbung dieses Theiles der Scheibe suchen. Es ist möglich, dass ein solches Verhalten der Fibrillen in der Scheibe in den Fällen vorkommt, in welchen der Kern die Scheibe einbuchtet und sie an dieser Stelle dünner macht. Wenn die Scheibe die Communicationsfaser zur Nachbarscheibe abgiebt, laufen die Fibrillenbündel wieder zusammen, um in diese Faser einzutreten (Fig. 11).

Aehnliche Bilder zeigen die mit Methylenblau gefärbten Präparate (Fig. 13) mit dem einzigen Unterschiede, dass wir hier oft den Verlauf der Fäserchen bis zur Peripherie scharf beobachten können, wo sie oft netzartige Verbindungen bilden. An der letzteren gewahrt man auch häufig kleine Unebenheiten und feine Höckerchen, welche ihre Entstehung wahrscheinlich den hier auslaufenden Fasern verdanken, beziehungsweise als Folge der Schrumpfung des sich hier anheftenden Scheibenrings zu betrachten sind (Fig. 9, 13).

An den mit Methylenblau gefärbten quer durchschnittenen Nervenscheiben sieht man dunkel gefärbte, quer, schräg oder längs durchschnittene Fibrillen. Den Längsverlauf derselben sieht man ganz besonders schön dann, wenn der Schnitt durch den eintretenden Achsencylinder geführt ist. Die Fibrillen verlaufen dann durch die Mitte der Scheibe vom Eintritt des Nerven

gegen den entgegengesetzten Rand der Scheibe. An solchen Präparaten sieht man diese verschieden durchschnittene Fibrillenbündel vorwiegend die Mitte der Spindel einnehmen, während die den Tastzellen benachbarten Ränder der Spindel mehr homogen erscheinen und aus Interfibrillärsubstanz bestehen. An Präparaten, welche mit Sublimat, Osmiumsäure und anderen Fixirungsflüssigkeiten behandelt waren, sieht man an denselben Durchschnitten ein dem oben beschriebenen ganz entsprechendes Bild. Die Mitte der Spindel wird von Punkten, kürzeren oder längeren Fasern eingenommen, welche quer, schräg, eventuell längs durchschnittenen Fibrillenbündeln entsprechen. Soviel über den Bau der Nervenscheiben, wie sie sich in meinen Präparaten darstellt. Ich lasse einige Worte über die Ansichten verschiedener Autoren über die Structur der Endscheibe folgen.

Dostojewsky beschreibt die innerhalb der Scheibe concentrisch gelagerten Reihen von Körnchen. Diese concentrische Streifung rührt wahrscheinlich her von dem durchscheinenden mittleren Theile der Deckzelle. Dieser Irrthum ist umso auffallender, als derselbe Verfasser die concentrische Steifung des centralen Theiles der Tastzelle sah und beschrieb.

Geberg erhielt mittelst der Methylenblaumethode Bilder, welche ich auf Grund meiner Präparate als das Ergebniss einer unvollständigen Färbung oder einer theilweisen Entfärbung während der Nachbehandlung betrachten muss. Er sah nämlich innerhalb der Endscheibe immer bloss einige Fäserchen, welche sich manchmal theilten, wieder vereinigten und radiär gegen den Rand der Tastscheibe vordrangen, um schliesslich in die Zacken des Scheibenrandes frei auszulaufen. In meinen Präparaten sah ich eine viel grössere Anzahl radiär gegen den Umfang zu verlaufender Fibrillen, so dass ich keineswegs Geberg beistimmen kann, dass die schwächer sich färbende interfibrilläre Substanz über die Fibrillen in solchem Grade überwiegt.

Die Methylenblaumethode wandte auch Dogiel an, doch kann ich keineswegs seine Ansicht über den Bau der Endscheibe theilen. Ich konnte nämlich nie bemerken, dass ein aus dem Achsencylinder austretendes Fibrillenbündelchen in zwei Theile zerfalle, um den Scheibenrand ringförmig zu umfassen. In einer sehr grossen Anzahl von Präparaten, welche ich zu den verschiedensten Zeiten gefärbt habe, habe ich auch nicht einmal

die concentrische Streifung des Scheibenrandes bemerken können, obwohl ich manchmal den Rand etwas intensiver gefärbt fand, als die Mitte.

Gehen wir jetzt über zur Feststellung des Verhältnisses der Nervenscheibe zu den Deckzellen. An sorgfältig fixirten und nachbehandelten Präparaten, sowie bei Anwendung der Gold- und Methylenblaumethode bemerkt man, dass die Ränder der Deckzellen ausserhalb des Scheibenrandes sich einander nähern und dass bloss der von aussen zwischen dieselben eindringende dünne Scheibenring sie von einander trennt. Zwischen der Scheibe und den Zellen bestehen sehr deutliche Grenzen, so dass wir gegenwärtig nicht annehmen können, dass zwischen denselben eine unmittelbare organische Verbindung besteht. Es ereignet sich öfters, dass an den mit Methylenblau gefärbten Präparaten in Folge der nachfolgenden schnellen Entwässerung die Zellen der Schrumpfung unterliegen und in diesem Falle zeigen sowohl die von einer oder beiden Zellen abstehende Scheibe als auch die Zellen selbst vollkommen glatte Ränder und liefern den Beweis, dass es dabei zu keiner Continuitätstrennung kam, weil die genannten Gebilde einfach mit einander „per contiguitatem" verbunden waren. Da der Durchmesser der Nervenscheibe immer kleiner ist als der Durchmesser der Deckzelle, so ist es leicht zu begreifen, dass die erstere immer von allen Seiten von den Nachbarzellen bedeckt ist. Ich bemerkte die Nervenscheibe nie zwischen der Kapsel und der Zelle (mit Ausnahme der einzelligen Körperchen), sah auch nie, dass die Nervenscheibe die Grenzen der Zellen, zwischen welchen sie liegt, überschritt und der Kapsel anlag. Wenn wir an den mit guten Plasmafixirungsflüssigkeiten conservirten Präparaten die Grandryschen Körperchen in Längsschnitten beobachten, sehen wir, dass der centrale, die uns bekannte Streifung darstellende Theil dieser Zellen genau so weit reicht, als die Ränder der Tastscheibe (Fig. 1, 2, 3, 4, 7, 8). Wenn man diese Bilder betrachtet und dieses Verhalten des gestreiften Theiles in der Zelle zur Nervenscheibe sieht, kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, dass dieses morphologische Verhältniss der Ausdruck eines gegenseitigen physiologischen Verhältnisses dieser Gebilde ist. Da wir aber einerseits über das Verhältniss der Structur zur Funktion überhaupt bisher sehr dürftig unterrichtet sind, andererseits aber

die Structur der Tastzelle, wie wir gesehen haben, im höchsten Grade schwer zu deuten ist, wie nicht minder das Wesen der Funktion dieser Zellen unklar ist, so wäre es wohl verfrüht, aus diesem Verhältniss weitgehende Schlüsse zu ziehen. Die Entscheidung dieser interessanten Frage muss der Zukunft vorbehalten werden; es sind auch hierzu ganz specielle Untersuchungen nothwendig, welche ich in allernächster Zukunft vorzunehmen beabsichtige.

Hiermit sind wir mit der Beschreibung der typischen Grandry'schen Körperchen zu Ende. Es erübrigt uns einige Worte über den Bau und die Bedeutung solcher Körperchen zu sagen, die merkwürdigerweise nur aus einer Tastzelle bestehen und ziemlich selten im Entenschnabel neben mehrzelligen Formen vorkommen. Diese Zellen sind im allgemeinen kleiner, als die der gewöhnlichen Grandry'schen Körperchen. Was den Bau dieser Zellen anbelangt, so haben wir nach dem oben über die Tastzellen gesagten beinahe nichts mehr hinzuzufügen.

Wir sehen dieselbe, wiewohl oft weniger ausgeprägte Streifung, dieselbe Bindegewebshülle, dasselbe Verhältniss zwischen der Zelle und der Tastscheibe, welche letztere immer von unten an die Zelle grenzt. Dieser Umstand erinnert wohl an das Verhalten der Nervenendigung gegenüber der Tastzelle im Merkel-schen Tastkörperchen.

Es ist schwer zu entscheiden, wie diese Körperchen zu deuten sind. Ob dieselben in der Bildung begriffene oder aufgehaltene oder im Gegentheil in Degeneration befindliche oder schliesslich vollkommene Gebilde sind, welche den zwei- oder mehrzelligen Körperchen ganz gleich stehen, darauf lässt sich eine auf sicheren Grundlagen basirende Antwort nicht geben. Zwar halten Merkel und nach ihm Izquierdo, Dostojewsky, Kultschizky und andere diese einzelligen Körperchen für junge Grandry'sche Körperchen und Uebergangsform zwischen den Merkel'schen und den typischen Grandry'schen Körperchen, ich kann jedoch auf Grund meiner eigenen Erfahrungen die Ansicht nicht theilen, dass man irgendwie die Merkel'schen und Grandry'schen Körperchen in eine Gruppe vereinigen könnte. Die typischen Merkel'schen Körperchen in der Schweinschnauze haben bezüglich der Zellenstructur nicht die geringste Aehnlichkeit mit den ein-, zwei- oder mehrzelligen Körperchen im Entenschnabel. Dort findet man keine

Spur einer Streifung innerhalb des Plasmas, der Kern ist im Verhältniss zur Zelle bedeutend grösser als hier. Gemeinschaftlich für beide Formen ist nur das Verhalten der Zelle zur Nervenendigung. Wenn schon diese morphologischen Rücksichten es nicht gestatten, gleich Merkel diese beiden Formen der Nervenendigungen in eine Gruppe zusammenzufassen und gleich diesem Autor die einen für genetisch verwandte und sozusagen auf einer höheren Entwicklungsstufe stehende anzusprechen, so beweist die Betrachtung der Entstehung der einen und der anderen unzweifelhaft, dass eine solche Zusammenfassung derselben unthunlich ist; denn meine über die Entwicklung dieser Gebilde angestellten Untersuchungen beweisen, dass die Zellen, welche in diesen beiden Arten von Körperchen sich finden, nicht von derselben Gruppe der Gewebe herrühren, wie ich dies in dem letzten Theile dieser Arbeit näher ausführen werde.

B. Die Herbst'schen Körperchen.

Neben den Grandry'schen Körperchen finden wir im Bindegewebe des Entenschnabels eine andere Form der Nervenendigung, welche unter dem Namen der Herbst'schen Körperchen bekannt ist. Dieselben liegen gewöhnlich in tieferen Schichten des Bindegewebes als die Grandry'schen Körperchen, wiewohl man sie manchmal auch in der Nähe der Epidermis antrifft.

Es sind dies ovoide Gebilde mit einem Längsdurchmesser von 120—160 μ und einem Querdurchmesser von 70—95 μ. Der erstere liegt immer parallel zur Oberfläche der Haut. Sie bestehen aus zwei Theilen; der eine, centrale enthält den Achsencylinder und seine nächste Umgebung, nämlich die protoplasmatische Scheide und zwei an dieser Scheide liegende Reihen von Zellen, die wir Tastzellen nennen werden, dagegen besteht der periphere Theil aus mehreren bindegewebigen Lamellen, welche concentrisch um den inneren Theil gelagert sind (Fig. 18, 19). Der Nerv, dessen Ende den inneren und wesentlichen Theil des Herbst'schen Körperchens bildet, durchdringt mit der Schwann-schen und der Markscheide den äusseren lamellösen Theil des Nervenkörperchens und verliert erst an der inneren Grenze desselben das Myelin, die Schwann'sche Scheide dagegen dringt zu den die Plasmascheide deckenden Zellen vor. Die Henle-sche Scheide geht in die bindegewebige Hülle des Nervenkörperchens über. Indem der Achsencylinder in die plasmatische

Scheide eintritt, nimmt er etwas an Dicke zu (Fig. 19), läuft geradlinig in der Längsachse des Körperchens und bildet schliesslich eine keulen- oder knopfförmige Anschwellung. Es ist auch in Gold- und Methylenblaupräparaten selbst schwer am Achsencylinder einen faserigen Bau zu erkennen. An Goldpräparaten wird gewöhnlich die äussere Schicht des Achsencylinders stärker und der axiale Theil schwächer gefärbt. Die Endanschwellung erscheint immer sehr intensiv gefärbt und enthält gewöhnlich stark gefärbte Körnchen. Die Aussenfläche der Endanschwellung zeigt öfters Unebenheiten. Der ganze Achsencylinder ist sammt dem Endknopf von der Stelle an, in welcher er die Hüllen verliert, von einer plasmatischen Scheide umgeben, die gewöhnlich nicht dicker ist, als der Achsencylinder. Diese Scheide erscheint immer völlig homogen und innerhalb derselben liegt der Achsencylinder wie ein Finger im Handschuh. Längs der beiden gegenüber liegenden Ränder dieser Scheide, sagen wir rechts und links (Fig. 18, 19), liegt eine Reihe von 6—10 Zellen. An dem verdickten Ende ist die Anzahl der Zellen grösser als unten; wir finden deren nämlich 3—5 rings um die Endverdickung herum gelagert. In den Zellen treten die Kerne in den Vordergrund, so dass es den Eindruck macht, als würden zwei Reihen Kerne auf der Scheide liegen. Erst an entsprechend (am besten nach der Heidenhain'schen Methode) gefärbten Präparaten sehen wir, dass diese Kerne von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben sind. Die Zellen sind flach und umkleiden in zusammenhängender Schicht den Achsencylinder. Die Kerne dieser Zellen sind im Verhältniss zur Menge ihres Plasmas sehr gross, ovoid, bläschenartig mit deutlicher Kernmembran und enthalten sehr wenig Chromatin. An vergoldeten oder mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten bemerken wir immer, dass der Rand des Kernes von der an die protoplasmatische Hülle grenzenden Seite bedeutend stärker gefärbt ist (Fig. 19). Die Kerne schmiegen sich der protoplasmatischen Hülle so eng an, dass sie dieselbe etwas nach innen einbuchten.

In Rücksicht auf den obigen Befund könnte einmal die Möglichkeit vorliegen, dass es sich um gefärbte Kittsubstanz handelt, da es eine bekannte Thatsache ist, dass sich sowohl mit Gold, wie auch mit Hämatoxylin die Kittleisten der Epithelien intensiv färben. Eine andere Möglichkeit wäre die, dass es sich hier um die Ansammlung von Chromatin dicht an

der Kernmembran handelte. Wir haben ja gesehen, dass das Chromatin sonst in diesen Kernen nur minimal vorhanden ist. Endlich wäre noch eine Annahme nicht von der Hand zu weisen, nämlich dass hier nicht die Grenze zwischen der Zelle und der Scheide, nicht das Chromatin des Kernes, sondern das in einer sehr dünnen Schicht zwischen dem Kern und der Scheide liegende Plasma der Zelle gefärbt wird und speziell sich von dem schwach färbenden Theil abhebt. Es ist schliesslich auch möglich, dass die plasmatische Hülle in der nächsten Nachbarschaft der Deckzellen einen compacteren Bau zeigt, was vielleicht mit der Einbuchtung durch den Kern im Zusammenhang steht. Welche von diesen verschiedenen Annahmen die richtige ist, vermag ich zur Zeit noch nicht zu entscheiden. Manchmal bemerken wir an mittelst Methylenblau gefärbten und molybdänsaurem Ammonium fixirten, sodann mit Alaunkarmin nachgefärbten Präparaten innerhalb der Plasmascheide mit Karmin stärker sich färbende Streifen, welche vom Achsencylinder gegen den oben beschriebenen, stärker gefärbten Rand der Zelle oder des Kernes verlaufen (Fig. 20). Diese Streifen sind in der Nähe des Achsencylinders dünn und verbreitern sich nach und nach, je näher sie an die Deckzelle herantreten. Wenn wir die mit Sublimat oder anderen Flüssigkeiten fixirten und nach der Heidenhain'schen Methode gefärbten Herbst'schen Körperchen senkrecht zur Längsachse schneiden, lässt sich manchmal innerhalb der Plasmascheide eine sternförmige Figur erblicken, welche vielleicht von den Streifen des stärker gefärbten Plasma herrührt, welche Streifen vom Achsencylinder gegen die Oberfläche der Plasmascheide verlaufen. Welche Bedeutung diese Streifen haben, möchte ich heute noch kein bestimmtes Urtheil abgeben, denn dieselben sind sehr undeutlich und treten nicht in jedem Präparate auf.

Wenn wir jedoch das Verhältniss der in zwei Reihen gelagerten Tastzellen zum Achsencylinder in Betracht ziehen, drängt sich der Gedanke auf, dass die Plasmascheide gleichsam eine vermittelnde Substanz bei der Verbindung dieser beiden Gebilde darstellt, gleichsam eine Kittsubstanz, welche die Tastzellen mit dem Achsencylinder verbindet. Ob die durch diese Kittsubstanz verlaufenden Streifen nicht etwa Communicationswege darstellen und nicht eine zu diesem Zwecke differenzirte Substanz bilden, kann bei der Benutzung der gegenwärtigen Untersuchungsmittel kaum entschieden werden.

Bei dem Studium dieser beiden Zellreihen werden wir unwillkürlich zu einem Vergleich mit den Merkel'schen Tastzellen geführt; obgleich diese beiden Gebilde genetisch vollständig verschieden sind, zeigen sich in ihrem Bau und namentlich in dem Verhalten des Kernes und des Plasmas eine auffallende Aehnlichkeit, so dass sich der Gedanke aufdrängt, dass die beiden Zellreihen im Herbst'schen Körperchen dieselbe Rolle spielen, wie die Zellen im Merkel'schen Körperchen. So viel über den Bau des inneren Theiles.

Die Beschreibung des äusseren Theiles können wir kurz erledigen, denn ich habe zu den Ergebnissen der sehr erschöpfenden Untersuchungen von Key und Retzius nichts zuzufügen. Derselbe besteht aus zahlreichen, concentrisch gelagerten bindegewebigen Lamellen mit ziemlich spärlichen platten Zellen, welche häufiger in den peripherischen Lamellen vorkommen. Die näher am Centrum liegenden Lamellen stellen sich an dünnen Längsschnitten dar, als wären sie aus zahlreichen Körnchen zusammengesetzt, welche querdurchschnittenen circulär verlaufenden Fasern des Bindegewebes ihren Ursprung verdanken. Das ganze Herbst-sche Körperchen ist von aussen mit einem zur Cutis gehörigen Bindegewebe umgeben, welches um dasselbe eine Hülle bildet.

Es wäre noch zuzufügen, dass man auch im äusseren Theil des Körperchens Zellen findet, welche ganz denselben Bau wie die Tastzellen zeigen und zu beiden Seiten der mit der Schwann'schen und Markscheide eintretenden Faser liegen können. Ich möchte noch ausdrücklich bemerken, dass dieselben ausserhalb der Schwann'schen Scheide liegen und mit derselben in keinem Zusammenhange stehen. Von der Henle'schen Scheide, wie Carrière behauptet, kann hier überhaupt nicht die Rede sein, da dieselbe ja gar nicht in das Körperchen eintritt.

C. Freie Nervenendigungen.

Ausser diesen zwei in besonderen Körperchen geformten Nervenendigungen innerhalb der Cutis finden wir innerhalb der Epidermis freie, sogenannte intraepitheliale Nervenendigungen.

Die myelinhaltigen Nervenfasern verlaufen zur Epidermis gewöhnlich wellenförmig, bilden manchmal mit den, zu den Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen verlaufenden Fasern, weitmaschige Geflechte, verlieren, indem sie in die Epi-

dermis eintreten, ihre Hüllen und gelangen als nackte Achsencylinder zwischen die Zellen. Hier verlaufen sie gewöhnlich zickzackförmig, verästeln sich hie und da, biegen manchmal nach rückwärts zur Cutis um und endigen schliesslich, im Stratum granulosum angelangt, zwischen den Zellen dieser Schicht oder etwas tiefer, indem sie am Ende oft eine knopfförmige Verdickung bilden. Im ganzen Verlaufe innerhalb der Epidermis sieht man constant Varicocitäten, manchmal sogar in ziemlich regelmässigen Abständen. Solche Bilder geben uns nur die Goldpräparate; dagegen liefert die Methylenblaumethode selten brauchbare Präparate.

Neben diesen freien Nervenendigungen innerhalb der Epidermis bemerkte ich an Gold- sowie an Methylenblaupräparaten baumförmige Verzweigungen im oberen Theile der Cutis unmittelbar unter der Epidermis. Dieselben enden frei an der Grenze von Epidermis und Cutis und entsprechen vollständig den Endigungen, welche ich in der Schweinschnauze beschrieben habe[1]).

D. Die Entwicklung der Nervenendigungen.

Wir haben bis jetzt die ausgebildeten Formen der Nervenendigungen im Entenschnabel und das gegenseitige Verhältniss der Nervenfaser zu den Zellen, welche einen Bestandtheil dieser Körperchen bilden, betrachtet. Wenn man die Entwickelung dieser complicirten Gebilde kennen lernen und hierdurch den Ursprung der Zellen der Nervenkörperchen richtig beurtheilen will, muss man seine Aufmerksamkeit richten auf Stadien, in welchen man die erste Verbindung der späteren Bestandtheile des Nervenkörperchens studiren kann. Zu diesem Zwecke musste ich Enten vom 15. Bebrütungstage an durch alle nachfolgenden Tage bis zum Auskriechen und sodann junge Thiere vom 3. und 5. Tage untersuchen. Die ersten Anfänge der Entwicklung der Nervenendigungen bemerkte ich am 18. Tage der Bebrütung. Bei noch jüngeren Embryonen reichen die Nervenfasern noch nicht bis zu den oberen Theilen der Cutis und innerhalb des embryonalen Bindegewebes sind wir nicht im Stande irgend wie differenzirte Zellen zu unterscheiden, welche den Anlagen der

1) Szymonowicz, Beiträge zur Kenntniss der Nervenendigungen in Hautgebilden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXV. 1895.

Nervenkörperchen entsprechen könnten. Ich muss jedoch bemerken, dass Enteneier, sie mögen künstlich im Brutofen oder durch eine Ente oder Henne ausgebrütet worden sein, ungeachtet der gemeinsamen äusseren Bedingungen, sich nicht gleichmässig entwickeln, so dass manchmal ein Ei des 18. Tages bezüglich der Entwicklung einem anderen vom 19. Tage entspricht. Ich werde das, die Entwicklung der Nervenendigungen in den einzelnen Tagen betreffende, mikroskopische Bild weiter unten beschreiben.

Die instructivsten Bilder für den Verlauf und das Verhalten der Nervenfasern lieferten die mittelst Methylenblau gefärbten Präparate, für den Bau und das Verhalten der Tastzellen die gleichen, jedoch mittelst Vesuvin nachgefärbten, so wie die mittelst Pikrinsublimateisessig fixirten und nach M. Heidenhain'scher Methode gefärbten Präparate. Der Entenschnabel muss als ein ausgezeichnetes Material zum Studium der Entwicklungsphasen der Tastkörperchen angesehen werden, weil er jedweder Hautpapillen entbehrt und deshalb die Grenze zwischen Cutis und Epidermis glatt und scharf hervortritt. Das mikroskopische Bild ist klar, und ist jeder Fehler in der Deutung der Lage der sich bildenden Körperchen ausgeschlossen.

18. und 19. Tag: Die Nervenfasern treten in den oberen Theil der Cutis ein, verzweigen sich unweit von der Epidermis und umflechten mit ihren Ausläufern die Bindegewebszellen. Die mit diesen Zweigen umflochtenen Zellen bilden Gruppen, welche sich von der Umgebung dadurch unterscheiden, dass ihre Kerne, wiewohl nach Grösse und Structur unverändert, etwas dichter an einander liegen und dass sich oft nach der Heidenhain'schen Methode das Plasma grau färbt, was darauf hinweist, dass sich dasselbe zu differenziren beginnt.

20. Tag: Das Endgeflecht der Nervenfaser ist etwas dichter, von den Hauptzweigen laufen ziemlich viele, sehr dünne Nervenfäserchen aus, welche ein reichlicheres Geflecht bilden. Das mittelst der Heidenhain'schen Methode sich grau färbende Plasma der Zellen hat an Menge zugenommen und erscheint körnig.

21. Tag: Die Nervenfasern bilden in gleicher Entfernung von der Epidermis baumartige Verzweigungen. Diese Endbäumchen verästeln sich horizontal, indem sie zur Oberfläche der Haut parallel laufende Geflechte bilden (Fig. 21, 22). Hie-

und da sieht man Fasern, welche einer Theilung nicht unterliegen, zur Höhe der Verzweigungen anderer Fasern vordringen und parallel zur Hautoberfläche abbiegen. An diesem abgebogenen Stückchen sieht man sehr feine und kurze, mehr weniger senkrecht zu ihm gelagerte Ausläufer. — Wir sehen zum ersten Mal Nervenendigungen verschiedenen Charakters. In letzteren müssen wir, wie wir sehen werden, die ersten Anfänge der Herbst'schen Körperchen suchen, in den ersteren stark verzweigten Endigungen dagegen in der Entwicklung begriffene Grandry'sche Körperchen.

22. Tag: Ich habe keine weiteren nennenswerthen Aenderungen bemerkt (Fig. 25 zeigt die Reaction der Zellen auf die Heidenhain'sche Methode, von unten tritt eine Nervenfaser heran).

23. Tag: Die Nervenfasern bilden, wie früher, Endgeflechte. Um die Fasern, welche wir als den Anfang der Herbst'schen Körperchen betrachteten, lagern sich hie und da Zellen, welche sich von der Umgebung dadurch unterscheiden, dass sie etwas grösser und ihre Kerne stärker gefärbt sind. Die sehr feinen Seitenfasern, welche wir am 21. Tage sahen, konnte ich auch hier bemerken, obwohl nicht so reichlich. Stellenweise sieht man im Verlaufe der Verzweigungen Verdickungen, welche man als Anfänge der Tastscheiben betrachten muss (Fig. 23, 24). Die Zellen innerhalb der Verzweigungen sind etwas grösser und das Plasma färbt sich nach der Heidenhain'schen Methode grau.

24. Tag: Die Verzweigungen erscheinen minder dicht, da die feinen Seitenästchen verschwunden sind. Die zurückgebliebenen stärkeren Aestchen liegen vorwiegend horizontal und parallel zur Hautoberfläche und wir bemerken in diesem Stadium zum ersten Mal, dass die Faser durch die Verflachung zwischen den Zellen, an welche sie von unten und oben grenzt, die Form einer Scheibe annimmt. Die Zellen, welche an die verflachten Nervenendigungen grenzen, werden grösser und erinnern immer lebhafter an definitive Tastzellen (Fig. 26). Um die Nervenfasern, welche wir als in Entwicklung begriffene Herbst'sche Endigungen deuteten, lagert sich rings herum eine Reihe von stark sich färbenden Zellen, welche von zwei bis drei Reihen von dicht nebeneinander liegenden Zellen umgeben sind. Die letzteren zeigen die Merkmale gewöhnlicher Bindegewebszellen (Fig. 27).

25.—28. Tag: Die Entwicklung hat keine wesentliche

Fortschritte gemacht. Die Grandry'schen Deckzellen sind viel grösser geworden und die Tastscheiben sind den definitiven ganz ähnlich (Fig. 17). Um die Grandry'schen Körperchen bildet sich eine Bindegewebshülle. Wenn die Deckzellen ein aus 5, 6 und 7 Zellen bestehendes Conglomerat bilden, wächst das Bindegewebe zwischen die Deckzellen hinein und theilt auf diese Weise dieses Conglomerat in 2, 3 oder mehr difinitive Körperchen, welche von nun an aus 3, 2 oder sogar einer Zelle bestehen.

3 Tage nach dem Auskriechen: Die Grandry-schen Deckzellen besitzen ein mit M. Heidenhain'scher Methode grau sich färbendes und eine Streifung aufweisendes Plasma. Im Herbst'schen Körperchen lässt sich in diesem Stadium eine unbedeutende keulenförmige Verdickung des Axencylinders nachweisen, die Plasmascheide ist schon stark ausgebildet und die vorher in drei Schichten liegenden Zellen haben an Zahl zugenommen, sind ganz plattgedrückt und wie die Blätter einer Rosenknospe aneinandergelagert. Diese Zellen sind im Begriffe mehrere Schichten concentrischer Lamellen zu bilden. Es ist also ersichtlich, dass sich der Bau dieser Körperchen in diesem Stadium der definitiven Form schon bedeutend genähert hat (Fig. 28).

Es ist wahrscheinlich, dass die Zahl der Nervenkörperchen im Entenschnabel am Ende des embryonalen Lebens nicht geringer ist, wie die beim ausgewachsenen Thiere, sie sind im embryonalen Leben viel dichter neben einander gelagert und rücken später während des Wachsthums des Thieres in Folge der Zunahme des sie umgebenden Bindegewebes einfach auseinander.

Dass sich Nervenkörperchen noch im postembryonalen Leben bilden, erscheint mir nicht plausibel und ich muss ausdrücklich betonen, dass ich dieselbe im Embryonalleben immer alle auf gleicher Entwicklungsstufe fand. Man muss deshalb annehmen, dass sich die Anlagen für alle Körperchen zu derselben Zeit bilden.

Auf Grund dieser Untersuchungen komme ich zu folgenden Schlüssen:

I. Die Tastzellen der Grandry'schen und Herbst'schen Nervenkörperchen sind bindegewebigen Ursprungs.

Ich habe nämlich nie eine Verbindung zwischen den zu Deckzellen sich differenzirenden Zellhäufchen mit der Epidermis gesehen. Ich habe auch nie Epidermisfortsätze sich in die Cutis einstülpen und abschnüren bemerkt, wie dies Izquierdo, Asp und Schenk[1]) behaupten. Die Epidermis ist gegen die Cutis immer scharf abgegrenzt und die sich differenzirenden Zellhäufchen liegen gewöhnlich in einer gewissen Entfernung von der Epidermis. Es lässt sich zwar nicht leugnen, dass dieselben manchmal auch dicht unter der Epidermis zu treffen sind, doch ist auch in diesen Fällen eine ausgesprochene Grenze zwischen ihnen und der Epidermis zu sehen. Hierin befinde ich mich also im Widerspruche mit Merkel, Izquierdo, Asp und Schenk, welche den epithelialen Ursprung dieser Zellen annehmen, und theile die Ansicht W. Krause's über den bindegewebigen Ursprung derselben. Merkel will bei ganz jungen Enten in den tieferen Schichten der Epidermis Zellen gesehen haben, welche den von demselben Autor in der Schweinschnauze entdeckten ganz ähnlich waren. Da er nach diesen Gebilden bei erwachsenen Thieren vergeblich suchte, stellt er die Behauptung auf, dass dieselben die Anlage der späteren Grandry'schen Zellen seien. Kultschicky ist derselben Meinung wie Merkel. Ich konnte die Merkel'schen Körperchen weder bei Embryonen, noch bei jungen und erwachsenen Enten finden und muss deshalb diesen Auseinandersetzungen entgegentreten.

II. Die Differenzirung der Bindegewebszellen zu Tastzellen der Grandry'schen und Herbstschen Körperchen erfolgt unter dem Einfluss der Nervenfaser.

Dafür spricht vor allem das zeitliche Verhältniss zwischen dem Einwachsen der Nervenfaser in die Cutis und dem Erscheinen der Zellhäufchen, die sich zu differenziren beginnen. In frühen Entwicklungsstadien, wo die Nervenfasern noch nicht in die Cutis hineingelangt sind, finden wir entschieden keine Spur von Differenzirung. Diese tritt erst auf, wenn die Nervenfasern ihre Endverzweigungen gebildet haben. Es muss also den Nervenfasern die Fähigkeit zugesprochen werden, constant gewisse zu specifischer Differenzirung führende Veränderungen in den Bindegewebszellen hervorrufen zu können. Nun aber

1) Lehrbuch der Embryologie des Menschen etc. II. Auflage 1896.

steht die Sache nicht so einfach, und soweit ich aus meinen Präparaten schliessen darf, haben wir es hier mit einer complicirten Funktion der Endverzweigungen der Nervenfaser zu thun. Denn auf dem ganzen Wege, welchen die wachsende Nervenfaser als solche in der Cutis zurücklegt, sehen wir keine Spur von Differenzirung, obwohl diese Fasern unmittelbar an die Bindegewebszellen grenzt. Erst zur Zeit, wo die Nervenfaser ihr Wachsthum vollendet hat und mit ihren feinsten Endverzweigungen eine Gruppe von Bindegewebszellen umgiebt, sehen wir in denselben die ersten unzweideutigen Spuren einer specifischen Differenzirung auftreten. Auf Grund meiner Präparate bin ich zu der Hypothese gelangt, dass diese feinsten Endverzweigungen, welche wir am 21.—23. Tage der Entwicklung gesehen haben, eine specielle Vorrichtung darstellen, welcher die Aufgabe obliegt, mit den Bindegewebszellen auf einer möglichst grossen Fläche in unmittelbaren Contact zu treten und in denselben durch einen besonderen nervösen Reiz eine Veränderung der Form und Structur zu Stande zu bringen, welche die Zellen befähigt, die Funktion der Tastzellen zu übernehmen. Für diese Hypothese scheint auch der eigenthümliche Umstand zu sprechen, dass diese Endverzweigungen, sobald die Differenzirung ziemlich stark ausgeprägt ist, also etwa am 23. Tage, spurlos verschwinden. Ihre kurze Existenz fällt also eben mit der Differenzirung zusammen und man ist wohl zur Annahme berechtigt, dass wir es hier nicht mit einem zufälligen zeitlichen Verhältniss, sondern mit einem Causalnexus zu thun haben. Auf diese Weise wird es uns auch klar, weshalb die, die Cutis einfach durchquerenden, daselbst aber nie Endverzweigungen bildenden intraepithelialen Nervenfasern auf die Bindegewebszellen keinen zur Differenzirung führenden Einfluss auszuüben im Stande sind. Die Differenzirung, welche in späteren Grandry'schen und Herbst-schen Tastzellen zu Stande kommt, beruht auf quantitativen und qualitativen Veränderungen des Zellplasmas. Dass die in Differenzirung begriffenen Zellhäufchen aus dichter als sonst in der Cutis gelagerten Zellen bestehen, kann zwei Gründe haben. Es ist nämlich wahrscheinlich, dass in diesen Gruppen die Zellen einer regen Theilung unterliegen (vielleicht auch unter dem Einfluss eines von den Endverzweigungen ausgehenden Reizes) und zweitens wird hier das interstitielle Gewebe nur spärlich gebildet.

III. Auf Grund unserer Betrachtungen müssen wir entschieden den grossen Unterschied der Merkel'schen Körperchen gegenüber den Grandry-schen betonen, und das Unterbringen dieser heterogenen Gebilde in eine Gruppe als unzulässig erklären.

Erstere sind, wie meine Untersuchungen zeigten, epithelialen, letztere bindegewebigen Ursprungs. Sie sind also von einander nicht nur histologisch, sondern, was besonders hervorzuheben ist, histogenetisch verschieden.

Alle von mir untersuchten Tastkörperchen lassen sich also ungezwungen in zwei Gruppen unterbringen: in solche, deren Tastzellen epithelialen und solche, deren Tastzellen bindegewebigen Ursprungs sind. Zur ersten Gruppe gehören die Merkel-schen Körperchen, zur zweiten die ein-, zwei- und mehrzelligen Grandry'schen und die Herbst'schen Körperchen.

Schliesslich erfülle ich die angenehme Pflicht, dem Herrn Professor Dr. O. Hertwig meinen herzlichsten Dank dafür auszusprechen, dass er mir die Mittel seines Institutes zur Verfügung stellte und gern mit Rath zur Seite stand.

Die Literatur findet der Leser in der Geberg'schen und Dogiel'schen Arbeit sehr ausführlich angegeben (Internationale Monatschrift für Anat. u. Physiol. 1893, pag. 205, und Archiv für Anat. u. Physiol. 1891, pag. 182), deshalb verweisen wir den Leser, um Wiederholungen zu vermeiden, auf diese Abhandlungen.

Berlin, 12. Juli 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV.

Alle Abbildungen wurden mit der Zeiss'schen homogen. Immersion $^1/_{12}$, Apert. 1,25 bei Anwendung des Oberhäuser'schen Zeichenapparates gezeichnet. Sodann wurden die Zeichnungen 1—6 auf $^2/_3$, die Zeichnungen 18 und 19 auf $^1/_3$ und die übrigen Zeichnungen auf die Hälfte der früheren Grösse vom Lithographen verkleinert, so dass die Fig. 1—6 einer lin. Vergrösserung von ca. 640, die Fig. 18 u. 19 einer Vergrösserung von ca. 320 und die übrigen Figuren einer Vergrösserung von ca. 480 entsprechen.

Fig. 1—5. Grandry'sche Körperchen einer erwachsenen Ente im Längsschnitt (siehe Text). Sie sind nach den Präparaten gezeichnet, welche mit M. Heidenhain'scher Methode gefärbt waren. Fig. 1, 2, 3 nach Fixirung mit Sublimat-Eisessig, Fig. 4 mit Zenker'scher Flüssigkeit, Fig. 5 mit Pikrinsublimateisessig.

Fig. 6. Dasselbe im Querschnitt (Pikrinsublimateisessig, M. Heidenhain).

Fig. 7 u. 8. Methylenblaufärbung, Fixirung nach Bethe, Nachfärbung mit Alauncarmin.

Fig. 7. Längsschnitt.

Fig. 8. Querschnitt. Die Kerne sind von einer blassen Zone umgeben infolge der Schrumpfung des Kernes nach der Nachbehandlung mit Alkohol und Xylol.

Fig. 9—12. Verschiedene Formen der Tastscheiben nach Färbung mit Goldmethode. Fig. 10. Die Tastscheibe entsendet 2 dünne Communicationsfasern; zwischen ihnen (rechts) tritt der faserige Achsencylinder in die Tastscheibe ein.

Fig. 11. Die Tastscheibe entsendet eine Communicationsfaser zur unten liegenden Scheibe (siehe Text).

Fig. 12 siehe Text pag. 341.

Fig. 13. Tastscheibe nach der Methylenblaufärbung.

Fig. 14, 15, 16. Verschiedene Formen der Grandry'schen Körperchen. Verschiedenes Verhalten der Nervenfaser zu den Tastscheiben bei der erwachsenen Ente.

Fig. 17. Grandry'sche Körperchen, bei einem 28 tägigen Entenembryo. In ein Körperchen treten ausnahmsweise 2 Nervenfasern ein und vereinigen sich in einer Tastscheibe.

Fig. 18, 19. Herbst'sche Körperchen. Fig. 18. Methylenblau, Bethe, Alauncarmin. Fig. 19. Goldchlorid.

Fig. 20. Der innere Theil eines Herbst'schen Körperchens. Man bemerkt stärker gefärbte Streifen vom Achsencylinder zu den Kernen verlaufen.

Fig. 21—28. Entwicklung der Nervenkörperchen.

Fig. 25 u. 28. Nach der M. Heidenhain'schen Methode.

Fig. 25. Nach Pikrinsublimateisessig, Fig. 28 nach Zenker'scher Flüssigkeit. Die anderen Figuren nach der Methylenblaufärbung, einige nachgefärbt mit Alauncarmin.

Fig. 21, 22. Von einem 21 tägigen Embryo.

Fig. 23, 24. Von einem 23 tägigen Embryo.

Fig. 25. 22 tägiger Embryo.

Fig. 26, 27. Von einem 24 tägigen Embryo.

Fig. 28. Von einer 3 tägigen Ente.

Näheres siehe Text.

Ueber die Regeneration des Schleimepithels des Magendarmkanales bei den Amphibien.

Von

Dr. **C. Sacerdotti,**

1. Assistenten am Institute für allgemeine Pathologie der k. Universität zu Turin.

Hierzu Tafel XV.

In meiner 1894 erschienenen Arbeit[1]) habe ich die Entwicklung der Schleimzellen des Magendarmkanales der Säugethiere während des intrauterinen Lebens studirt. Meine Untersuchungen hatte ich an Rinderföten vorgenommen und es gelang mir nachzuweisen, dass die Differenzirung der Schleimzellen im intrauterinen Leben schon sehr früh stattfindet (schon beim 3,5 cm langen Rinderfötus findet sich eine erste Andeutung von Schleimbildung) und dass, wie Bizzozero[2]) es für die ausgewachsenen Thiere nachgewiesen hat, so auch beim Fötus die Schleimzellen in karyokinetischer Theilung begriffen erscheinen, wenn sie schon Schleim enthalten. Es war dies ein weiterer Beitrag zur Ergänzung der vielen von Bizzozero veröffentlichten, in denen dieser die Specificität der Schleimzellen des Magendarmkanales nachzuweisen sucht.

Nun hat aber Bizzozero in seinen Untersuchungen auf eine noch ungelöste Frage hingewiesen, ob nämlich bei den Amphibien die Schleimzellen aus schon specificirten Elementen oder aus indifferenten Zellen entstehen. In der Beschreibung, die Bizzozero von dem Darme des Tritons giebt, drückt er sich wie folgt aus[3]): „Ich habe nicht feststellen können, ob

1) C. Sacerdotti, Ueber die Entwicklung der Schleimzellen des Magendarmkanales. Int. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 1894, Bd. XI, Hft. 12 und Archives ital. de biologie tome XXIII, fasc. I—II.

2) G. Bizzozero, Ueber die schlauchförm. Drüsen des Magendarmkanales etc. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XXXIII, XL, XLII.

3) G. Bizzozero, Ueber die schlauchförm. Drüsen des Magendarmkanales etc. II. Mittheil. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XL, pag. 370,

etwa zwei Mitosenarten existirten, d. h. eine für die Protoplasmazellen, die andere für die Schleimzellen. Doch habe ich auf diesen Punkt nicht in besonderer Weise mein Augenmerk gerichtet." Der Zweck meiner Untersuchungen, deren Resultate ich hier darlege, war nur der, diese Lücke auszufüllen.

Auch bei diesen Untersuchungen befolgte ich, wie bei den oben erwähnten, die Methode, dass ich ganz frische Stücke in Hermann'scher Flüssigkeit fixirte und mit Hämatoxylin und Safranin färbte, mit nachfolgendem Auswaschen in mit Salzsäure versetztem Alkohol. Bei Anwendung dieser Methode treten die durch das Safranin roth gefärbten Mitosen deutlich hervor und erscheint constant und ausschliesslich die Schleimsubstanz durch das Hämatoxylin violett gefärbt. Die Präparate, die man auf diese Weise erhält, sind so anschaulich und demonstrativ, dass es vollständig unnöthig ist, zu anderen Mitteln zu greifen, wie solche, namentlich in letzter Zeit, zur specifischen Färbung des Schleimes in grosser Menge empfohlen wurden.

Meine Untersuchungen führte ich am Oesophagus und Magen des Frosches und am hinteren Darmabschnitte des Tritons aus.

Oesophagus und Magen des Frosches.

Beim Frosche geht der Schlundkopf ohne deutlich markirte Grenzlinie in den sehr kurzen Oesophagus über; eine deutliche Grenzlinie besteht auch zwischen diesem und dem Magensacke nicht. Auf den Anfang des Magens deutet nur eine leichte Verengerung und Einknickung der Röhre auf der linken Seite hin. Bei der mikroskopischen Untersuchung constatirt man, dass auch bezüglich der Anordnung und der gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Elemente keine deutlichen Grenzen zwischen Oesophagus und Magen bestehen.

Bekanntlich sind in der Oesophagusschleimhaut zahlreiche grosse Traubendrüsen vorhanden, die in ihrem Baue den Speicheldrüsen der höheren Wirbelthiere gleichen. Diese Drüsen bestehen aus Elementen von verschiedener Natur, nämlich theils aus Zellen mit körnigem Protoplasma, in welchem zwischen ganz kleinen Körnchen auch grosse, mit Osmiumsäure sich schwarz färbende vorkommen, theils aus Zellen mit hellem, bei den in Hermann'scher Flüssigkeit fixirten und mit Hämatoxylin behandelten Stücken sich leicht violettblau färbendem, d. h. schlei-

migem Inhalt. Es ist hier nicht meine Aufgabe, auf die Struktur- und funktionellen Besonderheiten dieser Drüsen näher einzugehen; ich habe sie nur erwähnen müssen, weil die Schleimzellen, die sie enthalten, wie wir sehen werden, nicht mit den Schleimzellen des Auskleidungsepithels, die allein uns hier interessiren, zu verwechseln sind.

Das den Oesophagus auskleidende Epithel gehört zur Klasse der Cylinderepithelien und besteht bekanntlich aus zwei Zellenarten: aus Flimmerepithelzellen und aus becherförmigen Schleimzellen. Diese letzteren enthalten gewöhnlich das Sekretionsprodukt, das fast den ganzen Zellkörper einnimmt, sodass der Kern gegen die Basis der Zelle gedrängt wird und becher- oder kegelförmig erscheint.

Näher dem Magen zu weisen sowohl die Drüsen als das Bekleidungsepithel graduirte Modifikationen auf. Die Drüsen werden zahlreicher und gleichzeitig kleiner, bewohnen jedoch immer beide Epithelarten; das Schleimepithel nimmt stets den der Mündung zunächst gelegenen Drüsenabschnitt ein. Diese Drüsen, die nur aus wenigen, in einer Art Ausführungsgang zusammenfliessenden Tubuli bestehen, sind so zahlreich, dass sie auf der Grenze zwischen Magen und Oesophagus eine fortlaufende Schicht bilden. In dieser Gegend besteht das Auskleidungsepithel immer noch aus Flimmer- und Schleimzellen, doch haben diese letzteren im allgemeinen ein anderes Aussehen als die Zellen des vorderen Oesophagusabschnittes; ihr Secret dehnt die Theca nicht derart aus, dass der Kern gegen die Basis der Zelle gedrückt wird, weshalb denn auch der Kern in diesen Zellen oval erscheint und diese den Schleimepithelzellen des Frosch- und Tritondarmes ähnlich sind, sich nur insofern von ihnen unterscheidend, als zwischen Theca und Kern in der Regel der nicht Schleim enthaltende und von Bizzozero[1]) Schaltstück genannte Abschnitt des Zellenkörpers fehlt (Fig. 1 a). Das Auskleidungsepithel bildet keine so fortlaufende Schicht mehr wie im vorderen Abschnitte, da es häufig durch die Mündungen der Drüsen unterbrochen wird, in deren Epithel es sich unmerklich fortsetzt.

1) G. Bizzozero, Ueber die schlauchförm. Drüsen des Magendarmkanales etc. II. u. III. Mittheil. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XL u. XLII.

Noch näher dem Magen zu sind die Drüsen noch kleiner und einfacher und bilden nur noch Tubuli, deren tiefer Abschnitt aus granulösen Zellen besteht, während der gegen die Mündung gelegene Schleimzellen aufweist. Gleichzeitig hat im Auskleidungsepithel die Zahl der Flimmerzellen allmählich abgenommen, nur hier und da finden sich noch einige wenige zerstreut. Auch das Schleimepithel hat sein Aussehen geändert und selbst die Gesammtconfiguration eines Schleimhautschnittes erscheint der Modifikation der Drüsen entsprechend verändert.

Immer weiter vorschreitend, trifft man zuletzt reinste schlauchförmige Drüsen an, von denen nur einige wenige Schleimepithel gegen die Mündung zu aufweisen, und im Auskleidungsepithel finden sich absolut keine Flimmerzellen mehr, sondern nur noch Schleimzellen, welche eine einzige sehr regelmässige Schicht bilden, die die freie Oberfläche der Magenhöhle und die Grübchen, in welche einzeln oder zu zweien oder dreien gruppirt die Drüsen münden, auskleidet.

Diese Anordnung setzt sich durch die ganze Magenhöhle hindurch bis zum Pylorus fort.

Wir werden uns nun mit der Zellenregeneration beschäftigen und beginnen beim Oesophagus.

Bezüglich des Auskleidungsepithels des Oesophagus konnte ich feststellen, dass beim vollkommen entwickelten, wenn auch durchaus nicht ausgewachsenen Thiere, die Regeneration eine sehr langsame ist; denn auch bei Thieren, die in anderen Regionen des Magendarmkanales sehr zahlreiche Mitosen aufwiesen, fand ich in dieser Region nur wenige in karyokinetischer Theilung begriffene Zellen. Immerhin konnte ich feststellen, dass die Regeneration durch Theilung von Zellen, die sich zwischen ausgewachsenen Elementen befinden und mit ihrem Ende gewöhnlich nicht die freie Oberfläche erreichen, erfolgt; ferner beobachtete ich — und dies ist bezüglich dessen, was ich mir vorgenommen hatte zu erforschen, von grösserem Interesse —, *dass zwei Arten von Mitosen vorkommen, nämlich eine Mitose heller Zellen, aus denen sich dann die Flimmerzellen, und eine Mitose schleimhaltiger Zellen, aus denen sich die Becherzellen entwickeln.* In dieser Hinsicht waren von ganz besonderem Interesse die Präparate, die ich aus dem Abschnitt zwischen

Oesophagus und eigentlichem Magen hergestellt hatte, in denen die granulöse Struktur des Schleimes vollständig erhalten blieb und die Schleimkörnchen einiger in Mitosis begriffenen Zellen innig mit den Chromatinfäden vermischt erschienen, wie dies aus Fig. 1 b zu ersehen ist.

Was den Magen anbetrifft, so ist das Epithel der Grübchen und das mit diesem in Zusammenhang stehende, die freie Oberfläche auskleidende dem die freie Oberfläche des Magens bei den Säugethieren auskleidenden schleimabsondernden Cylinderepithel sehr ähnlich; die in ihm enthaltene Schleimsubstanz erfährt in Stücken, die in Hermann'scher Flüssigkeit gehärtet worden, durch das Hämatoxylin eine intensive Färbung und hat nicht jenes ausgeprägt granulöse Aussehen wie der Schleim der Zellen des dem Oesophagus zunächst gelegenen Abschnittes. Die in Rede stehenden Zellen haben, je nachdem sie am Grunde des Grübschens oder an der freien Oberfläche gelegen sind, eine verschiedene Gestalt; doch lässt sich leicht erkennen, dass diese Modifikationen wesentlich auf eine topographische Anpassung zurückzuführen sind. Denn am Grunde der Grübchen haben sie die Form einer abgestutzten Pyramide, mit der Basis dem Bindegewebe zugekehrt, etwas weiter oben nehmen sie das Aussehen eines Prisma an, auf der freien Oberfläche endlich haben sie die Form einer Pyramide, mit der Spitze dem Bindegewebe zugekehrt, und vom Grunde des Grübchens nach oben vorschreitend erscheinen sie immer länger; bezüglich aller anderen Merkmale sind sie als einander durchaus ähnliche Elemente zu betrachten. Sie enthalten einen ovalen Kern, der ungefähr das Centrum der Zelle einnimmt; was sodann den Zellenkörper anbetrifft, so besteht der Abschnitt zwischen dem Kern und dem Bindegewebe der Schleimhaut aus einem homogenen Protoplasma, während der Abschnitt zwischen dem Kern und der freien Oberfläche von dem schon erwähnten Schleimklümpchen eingenommen wird; die Theca, die den Schleim enthält, hat eine sehr regelmässige, nahezu halbkugelförmige Gestalt, und der Schleim scheint sich etwas nach aussen vorzuwölben, sodass auf dem Schnitte, wie aus Fig. 2 hervorgeht, die Zellenreihe im Profil regelmässig gezackt erscheint.

Was nun die Regeneration dieser Elemente anbetrifft, so sind es zwei Fragen, die wir zu lösen haben: sind die Ersatzzellen

indifferente oder schon funktionirende Zellen? — wo finden sich die Entwicklungsformen? — Bezüglich der ersteren Frage habe ich festgestellt, dass die neuen Zellen stets aus der karyokinetischen Theilung schon Schleim enthaltender Zellen hervorgehen. Solche in Mitosis begriffene Zellen finden sich bei manchen Thieren in grosser Menge, wie z. B. bei dem Thiere, von dem mein in Fig. 2 a treu wiedergegebenes Präparat herstammt. In solchen Fällen, in denen man bei mittelmässiger Vergrösserung 6—7 und mehr in Mitosis begriffene Cylinderepithelzellen in einem Gesichtsfelde sehen kann, habe ich unter diesen nie Zellen angetroffen, die keinen Schleim enthielten. Bezüglich der zweiten Frage konnte ich mich überzeugen, wie übrigens auch aus Fig. 2 hervorgeht, dass auch beim Frosche, wie Bizzozero[1]) es beim Hunde beschrieben hat, die meisten Cylinder-Mitosen wirklich im tiefsten Theile der Magengrübchen angetroffen werden. Uebrigens werden nicht selten, besonders bei Thieren, bei denen die Regeneration eine sehr lebhafte ist, in Mitosis begriffene Schleimzellen auch im oberflächlichen Epithel angetroffen. Diese Elemente erscheinen kugelrund und sind zwischen zwei ausgewachsenen Zellen gelegen. Es muss also angenommen werden, dass zwischen den ausgewachsenen Epithelzellen auch junge Elemente, wirkliche Ersatzzellen vorkommen, die jedoch stets Schleim enthalten.

Bei dem Thiere, das mir die an Schleimzellen-Mitosen reichsten Präparate lieferte, kamen Mitosen, obschon in viel geringerer Zahl, auch im granulösen Epithel der Magendrüsen vor (Fig. 2 c). Diese Mitosen fanden sich in der Regel gegen den tiefsten Theil der Drüse hin, einige aber auch in deren oberem Theile; ich kann deshalb nicht sagen, ob in der Drüse selbst eine feste Stelle als Bildungscentrum existirt, um so mehr als, wie zu beachten ist, gewisse Drüsen nur aus wenigen Elementen bestehen. Ob sich auch beim ausgewachsenen Thiere die Drüsenzellen noch reproduciren, habe ich nicht weiter erforscht, da mich dieses auf ein anderes Forschungsgebiet geführt haben

1) G. Bizzozero, Ueber die schlauchförm. Drüsen des Magendarmkanales. II. Mittheil. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XL.

würde. Immerhin habe ich diesen Befund erwähnen zu müssen geglaubt, da der Nachweis, dass neben in Mitosis befindlichen Schleimzellen auch sich vermehrende nicht schleimbereitende Zellen vorkommen, nicht ohne Interesse ist.

Bei Beschreibung des Epithels der Oesophagus- und Magendrüsen habe ich auf die Anwesenheit von Zellen hingewiesen, die ein Sekret enthalten, das sich durch seine charakteristische Färbung bei Behandlung mit Hämatoxylin nach vorausgegangener Härtung in Hermann'scher Flüssigkeit als schleimartiges offenbart. Ich glaube ausschliessen zu können, dass zwischen diesen Elementen und den ebenfalls schleimhaltigen Zellen, welche die Magengrübchen und die freie Oberfläche auskleiden, irgend welche genetische Beziehungen bestehen, wie man es wegen der zwischen ihnen bestehenden Lagebeziehungen annehmen könnte. Und zwar werde ich durch mehrere Gründe hierzu bestimmt. Vor allem sind die Schleimzellen in den Drüsen grösser als die mehr an der Oberfläche gelegenen Cylinderzellen, und es liesse sich schwer begreifen, wie junge Formen grösser sein können als ausgewachsene; sodann nimmt beim Drüsenepithel das Secretionsprodukt die ganze Zelle ein, während beim Auskleidungsepithel die Schleimsubstanz nur das äussere Drittel des Zellenkörpers einnimmt. Ferner besteht ein grosser Unterschied zwischen ihnen bezüglich der Natur dieses Sekretionsproduktes; denn der Schleim des Auskleidungsepithels färbt sich intensiv mit Hämatoxylin und nimmt eine veilchenblau-graue Farbe an, während der Schleim der Drüsen, mit Hämatoxylin behandelt, eine durchaus hellviolette Farbe annimmt[1]). Endlich, und dies scheint mir der entscheidende Beweisgrund, traf ich bei den Schleimzellen der Drüsen nie Mitosen an, während ich solche bei den Zellen des tiefsten Theiles der Magengrübchen, die mir hinsichtlich der Form und der Natur des Sekretionsproduktes den die freie Oberfläche auskleidenden Zellen durchaus ähnlich erschienen, in sehr zahlreicher Menge fand.

---

1) Bekanntlich werden unter dem Namen „Schleim" chemisch nicht genau bestimmte und nur in gewissen Merkmalen mit einander übereinstimmende Substanzen beschrieben.

Darm des Tritons.

Beim Triton habe ich meine Untersuchungen am Darme vorgenommen, und zwar besonders an dessen hinterem Abschnitt, nahe der Cloake, denn beim Darme dieses Amphibiums sind die Beziehungen zwischen den verschiedenen Epithelarten sehr eingehend von Bizzozero beschrieben worden. Eben deshalb werde ich mich bei der Beschreibung meiner Befunde sehr kurz fassen.

Die von Bizzozero beschriebenen Besonderheiten in Form und Anordnung des protoplasmatischen und des Schleimepithels habe ich vollauf bestätigen können und habe konstatirt, dass eben in den in das Bindegewebe der Darmschleimhaut eindringenden epithelialen Zapfen karyokinetische Theilungen sehr häufig sind, wie denn auch jene ein kleines Klümpchen Schleimsubstanz enthaltenden Zellenformen von Bizzozero richtig als junge Schleimzellen gedeutet worden waren. Der Hauptzweck meiner Untersuchungen war nun der, festzustellen, ob diese jungen Elemente sich mit Schleim versehen, nachdem sie die produktive Thätigkeit eingestellt haben oder ob sie auch, nachdem sie funktionirende Zellen geworden sind, noch fortfahren sich zu reproduciren. Ich heftete meine Aufmerksamkeit also besonders auf diese Zapfen und konstatirte, dass wirklich häufig sehr schöne karyokinetische Formen von schon Schleimkörnchen enthaltenden Zellen angetroffen werden, besonders wenn man den Darm eines jungen, im Frühling gefangenen Thieres untersucht. Unter diesen Bedingungen gewahrt man sowohl in den Protoplasma- als in den Schleimzellen sehr zahlreiche Kerntheilungen. Der Schleim der Darmzellen beim Triton zeigt, wie schon Bizzozero beschrieb, eine ausgeprägt granulöse Struktur, und zwar ganz besonders in den in Entwicklung stehenden Zellenformen, die sich in den oben erwähnten Zapfen finden. Nun wohl, diese körnige Structur, die sich auch in den in Hermann'scher Flüssigkeit gehärteten Präparaten ganz deutlich erhält, kann als sicherer Fingerzeig gelten, dass die in Theilung begriffene Zelle wirklich eine Schleimzelle ist, da absolut ausgeschlossen werden kann, das das Schleimklümpchen einer anderen Zelle angehöre, weil man, ebenso wie ich es bereits beim Oesophagus- und Magenepithel des Frosches

beschrieb, auch hier die Schleimkörnchen mit den chromatischen Schleifen der Kerne vermischt sieht (Fig. 3 a).

Aus den Untersuchungen Bizzozero's am Darme des Tritons geht jedoch hervor, dass nicht alle Entwicklungsformen der Epithelzellen sich in den oben erwähnten besonderen Zellennestern vereinigt finden. In vielen Regionen des Darmes, in den zwischen den Falten der Schleimhaut gelegenen Fornices ist das Epithel geschichtet, sodass zwischen den tiefen Enden der mit dem anderen Ende die freie Oberfläche erreichenden Cylinderzellen andere Zellen gelegen sind, wirkliche Ersatzzellen, oft in so zahlreicher Menge, dass sie eine ununterbrochene Schicht bilden. Unter diesen hat Bizzozero Zellen wahrgenommen, die ein kleines Schleimklümpchen enthalten und also in Entwicklung stehende Schleimzellen sind; auch hat er zahlreiche Protoplasmazellen - Mitosen beobachtet. Ich traf nun auch unter diesen Elementen mehrere schleimhaltige karyokinetische Figuren an. Die in Fig. 4 a dargestellte Zelle gehört einem Präparate an, in welchem ich — in von 5—7 μ dicken Serien-Schnitten — die in Theilung begriffene Zelle auf drei Schnitten verfolgen konnte, und ich sah, dass in allen drei Schnitten neben dem Kerne das Schleimklümpchen sich fand; also auch in diesem Falle stand es fest, dass der Schleim der untersuchten Zelle angehörte.

Normalerweise entwickeln sich also die Schleimzellen des Darmes des Tritons durch Vermehrung junger, schon Schleim absondernder und entweder zwischen den Ersatzzellen der tiefen Epithelschicht oder in besonderen ins Schleimhautbindegewebe eindringenden Epithelzapfen gelegener Zellen. Ausnahmsweise können die Schleimzellen aber auch aus Elementen, die bereits das Aussehen von ausgewachsenen Zellen erlangt haben und schon gegen das Darmlumen vorgerückt sind, hervorgehen. In Fig. 5 z. B. habe ich eine Zelle dargestellt, deren Kern sich in Mitosis befindet und in ein grosses Schleimklümpchen getaucht ist. Wie gesagt, geschieht dies jedoch nur ausnahmsweise; denn in meinen zahlreichen Präparaten, in deren Schleimzellen Karyokinesen in den Epithelzapfen und den tiefen Epithelschichten sehr häufig waren, traf ich Schleimzellen-Mitose im oberfläch-

lichen Epithel nur einmal an, und zwar in der hier treu wiedergegebenen Zelle. Diese, wir können wohl sagen, Anomalie erklärt sich meiner Ansicht nach, da es sich um ein Thier handelt, bei welchem die Wucherungsthätigkeit des Darmepithels eine sehr grosse war, dadurch, dass individuell bedeutend entwickelte, aber der Regenerationsthätigkeit noch nicht verlustig gegangene Zellen, von den anderen in den Epithelzapfen entstandenen Zellen gedrängt, bereits die Oberfläche erreicht hatten. Diese Ausnahme findet übrigens ihr Seitenstück in den von Bizzozero, ebenfalls beim Triton, beschriebenen seltenen Mitosen oberflächlicher Protoplasmazellen.

Aus den Untersuchungen, deren Resultat ich hier mitgetheilt habe, scheint mir hervorzugehen, dass auch bei den Amphibien, wenigstens in den von mir untersuchten Theilen (Oesophagus und Magen des Frosches, Darm des Tritons) die Schleimzellen des Magendarmkanales aus Elementen, die bereits die Funktion der Schleimabsonderung erlangt haben, hervorgehen, und dass ihr Bildungscentrum, wie das des nicht schleimabsondernden Epithels sich in den tiefen Schichten findet, aus denen dann die neugebildeten Zellen gegen die freie Oberfläche vorrücken, welches Vorrücken bedingt wird einerseits durch die Abschuppung des alten oberflächlichen Epithels, andererseits dadurch, dass die jungen Elemente durch andere noch jüngere, die nach und nach unter ihnen entstehen, weiter gedrängt werden.

Diese meine Untersuchungen bestätigen also von neuem die beiden, bereits in meiner oben citirten Arbeit über den Darm des Embryos von mir als richtig anerkannten Bizzozero'schen Fundamentalsätze, dass die Schleimzellen des Magendarmkanales wirklich specifische Elemente sind und dass die Darmepithelien in der Regel nicht dort entstehen, wo wir sie antreffen, wenn sie vollkommen entwickelt sind.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV.

Die Zeichnungen wurden mittelst der Abbe'schen Zeichenapparate ausgeführt. — Mikroskop von Zeiss.

Fig. 1. Epithel von dem zwischen Oesophagus und Magen gelegenen Darmabschnitte eines Frosches. — a ausgewachsene Schleimzellen, — b in Mitosis stehende Schleimzelle, — c helle Zelle, deren Kern sehr reich an Chromatin erscheint (erstes Stadium der Mitose). Ob. E, Oc. II, 390 d.

Fig. 2. Magenschleimhaut vom Frosche, in weiter Entfernung vom Oesophagus. a Mitosen von Zellen des schleimbereitenden Cylinderepithels, — b Mitose in einer granulösen Drüsenzelle. Ob. D, Oc. II, 240 d.

Fig. 3. Schleimhaut vom hinteren Darmabschnitte des Tritons. — a Schleimzellen-Mitose in einem Epithelzapfen, — b ausgewachsene Schleimzelle. Ob. D, Oc. II, 240 d.

Fig. 4. Schleimhaut vom hinteren Darmabschnitte des Tritons. — a Mitose einer Schleimzelle der tiefen Epithellagen, — b ausgewachsene Schleimzellen. Ob. D, Oc. II, 240 d.

Fig. 5. Schleimhaut vom hinteren Darmabschnitte des Tritons. — a Mitose einer Schleimzelle des oberflächlichen Epithels, — b Epithelzapfen, — c Mitose einer hellen Zelle des Zapfens. Ob. D, Oc. II, 240 d.

Ueber den Einfluss des Lichts auf die Pigmentirung der Salamanderlarve.

Von

W. Flemming, Prof. in Kiel.

Im 47. Band dieses Archivs, p. 719, ist soeben von A. Fischel eine interessante Arbeit[1]) veröffentlicht, in welcher beschrieben wird, dass Salamanderlarven, die in kaltem fliessenden

1) Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes.

Wasser von 6—7° aufgezogen werden, die gewöhnliche dunkle Färbung annehmen, solche aber, die man in wärmerem Wasser (15—18°) hält, hellgefärbt werden; diese Verschiedenheit wird von dem Verfasser auf den Einfluss der Temperaturdifferenz des Wassers zurückgeführt.

Ich besitze über die Aufzucht der Salamanderlarven, und speciell auch über das Bleichen derselben, eine längere Erfahrung und habe in Bezug auf letzteres schon vor 14 Jahren eine kleine Mittheilung gemacht[1]), die Fischel offenbar entgangen ist. Sie lautet: „Ich theile bei dieser Gelegenheit einen merkwürdigen Befund mit, den ich nun jahrelang immer wieder gemacht habe. Wenn man jüngere Salamanderlarven im Halbdunkel hält, so nehmen sie durch stärkere Pigmententwicklung eine dunklere Farbe an. Setzt man solche Larven in weissen offenen Gefässen ans helle Licht, so werden sie binnen einigen Tagen hell und durchsichtig, ein sehr bequemes Mittel für das Studium lebender Theilungen, das bei solchen aufgehellten Thieren sehr erleichtert wird. Es ist dies deshalb bemerkenswerth, weil die Sache nicht etwa bloss auf einer Contraction der verästelten Pigmentzellen zu runder Form beruht, wie man sie von vielen Thieren (z. B. Frosch) kennt; man findet vielmehr die Pigmentzellen auch an den hell gewordenen Larven in etwa ebenso grosser Zahl verästelt, wie bei den dunklen Thieren; aber der Reichthum an Farbstoff ist bei den ersteren geringer, und es muss sich also doch wohl wirklich hier um einen pigmentzerstörenden Einfluss des hellen weissen Lichts handeln."

Ich habe also die Ursache des Abblassens der Larven bei diesem Verfahren schon damals in dem Einfluss des hellen Lichts gesucht, das von der Wand des weissen Gefässes reflectirt wird. Und alle von mir seitdem gemachten Erfahrungen bestätigen diese Deutung durchaus.

Ich ziehe hier jedes Jahr zahlreiche Salamanderlarven auf, und habe schon seit der Zeit jener Mittheilung in Gebrauch, stets eine Anzahl davon zu „bleichen", wie wir hier zu sagen pflegen, weil diese ein bequemes pigmentarmes Material besonders zur Untersuchung des lebenden Objects geben. Während die Hauptmasse der Larven in dunkle Aquarienkästen kommt,

1) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipz. 1882, p. 271.

wird ein Theil in weisse Porcellan- oder Steingut-Gefässe gebracht, und beide Theile unter Fütterung mit Tubifex rivulorum aufgezogen. Die ersteren Larven bleiben regelmässig dunkel, die letzteren werden regelmässig hell[1]).

Die Umstände, unter denen dies geschieht, zeigen nun ganz klar, dass diese Verschiedenheit der Wirkung des hellen von dem weissen Schüsselboden aufstrahlenden Lichtes zuzuschreiben sein muss, welche bei den einen Larven sich geltend macht.

Die Gefässe, welche beiderlei Larven enthalten, stehen nämlich in demselben kleinen Kellerraum des anatomischen Instituts, nebeneinander auf demselben Tisch. Die Temperatur dieses Raumes ist sehr gleichmässig, sie beträgt während der in Betracht kommenden Monate (Mai, Juni, Juli) zwischen 14 und 20° C., im Juni[2]) und Juli in nicht besonders kalten Jahren fast immer um 19° C. Die gleiche Temperatur wie die Luft hat auch das Wasser in den beiderlei Gefässen, den dunklen und den hellen, wovon ich mich zum Ueberfluss soeben noch durch eine Anzahl von Messungen überzeugt habe. Alle paar Tage werden die Gefässe durch eine Trombe ventilirt, was die Temperatur nur wenig und kurzdauernd verändert, übrigens ja bei den beiderlei Gefässen gleichzeitig und gleichlange geschieht.

Unter diesen völlig gleichen Temperaturbedingungen also bleiben die Larven in den dunklen Gefässen stets dunkel, die in den hellen werden hell. Nimmt man Larven aus den dunklen Gefässen und überträgt sie in die hellen, so werden sie nach wenigen Tagen hell, wie die übrigen in diesen enthaltenen. Hiernach ist es ganz sicher, dass in diesem Falle die Ursache der ungleichen Pigmentirung in dem Einfluss des Lichts, nicht in dem der Temperatur gesucht werden muss.

Nach Fischel's Mittheilung a. a. O. sind nun allerdings Larven, welche in fliessendem Wasser (in Fischzuchtbehältern) bei 6—7° gehalten wurden, dunkel geblieben, und solche, die er

---

1) Nur ganz ausnahmsweise ist einmal unter den ersteren Larven eine hellere, noch seltener bleibt eine der letzteren etwas dunkel.

2) Im Juni kommen hier bei den gefangen bezogenen Thieren gewöhnlich die meisten Larven zur Ablegung.

aus diesen in Wasser von 15—18°[1]) übertrug, darin hell geworden. Fischel selbst giebt jedoch an, dass er seine Warmwasser-Larven in Porcellanschalen gehalten habe. Ich muss deshalb zunächst daran denken, dass die Uebertragung der Kältelarven auch in diese Porcellanschalen stattgefunden hat, und somit die Benutzung der letzteren, nicht aber die Temperaturdifferenz, für die Bleichung verantwortlich zu machen ist. Fischel führt nun freilich an, dass in warmem Wasser hell gewordene Larven wieder dunkel gemacht werden können, wenn man in das warme Wasser, in dem sie sich befinden, Eis bringe. Falls dies auch in weissen Gefässen zu bewerkstelligen ist, würde man natürlich sagen müssen, dass sowohl die Temperatur, als das Licht bei der Färbung von Einfluss sein kann. Ich kann zunächst diesen Versuch nicht wiederholen, denn Fischel giebt selbst an, dass es nur gelinge, wenn die Larven erst kurze Zeit in warmem Wasser gehalten seien, während die Thiere, über die ich jetzt noch verfüge, schon lange Zeit gebleicht sind. Jedenfalls aber gestatten meine Erfahrungen schon jetzt den bestimmten Schluss, dass die Bleichung allein durch Wirkung des Lichts, ohne jede Mitwirkung der Temperatur, erzielt werden kann.

Es könnte sein, dass für diesen Fall an dem Ausdruck „Lichtwirkung“ ein gewisser Anstoss genommen wird. Aus der Zoologie sind in grosser Zahl Beispiele bekannt, dass Wasserthiere sich in der Färbung dem Untergrund, auf dem sie leben, anpassen. Man könnte sagen, dass es sich hier ebenso verhält: dass die Larven nicht deswegen bleich werden, weil sie in hellem Licht leben, sondern deshalb, weil sie auf einem weissen Untergrund leben. Diese Frage will ich hier ausdrücklich vor der Hand aus dem Spiel lassen. Es wird sich dafür darum

1) Ich kann wohl annehmen, dass Grade nach Réaumur gemeint sind, da es sich um ein Arbeitszimmer handelt. 15° R. entsprechen fast genau 19° C.; es ist also ungefähr die gleiche Temperatur, in der nach Fischel die dunklen Larven hell werden sollen, in der hingegen nach meiner Beobachtung dunkle und helle Larven ihren Farbenunterschied bewahren.

handeln, Versuche zu machen, ob man mit anders gefärbten Untergründen auch andere Färbungen der Larven erzielen kann, Versuche, welche sich zu jetziger Jahreszeit nicht anstellen lassen. Wenn ich hier von Lichtwirkung gesprochen habe, so soll also dieser Ausdruck stets nur im Gegensatz zur Temperaturwirkung zu verstehen sein.

Auf den rein histologischen Theil von Fischel's Arbeit gehe ich hier nur kurz ein, weil ich in dieser Beziehung dem Verfasser in der Hauptsache ganz beistimmen kann. Er findet, dass an den gebleichten Larven erstens das im Epithel enthaltene Pigment bedeutend an Menge vermindert ist, zweitens die verästelten Pigmentzellen des Epithels nur selten mit Fortsätzen versehen, meist rund oder eiförmig zusammengezogen sind, drittens endlich die grossen verästelten Pigmentzellen in der Cutis fast sämmtlich auf runde Formen contrahirt sind. Hiermit steht es zwar scheinbar nicht im Einklang, dass ich (vergl. die im Eingang citirte Stelle) „bei den aufgehellten Thieren die Pigmentzellen der Cutis in etwa ebenso grosser Zahl verästelt gefunden habe, wie bei den dunklen Thieren", und deshalb besonders die Verminderung der Pigmentmenge betont habe. Für diese Beobachtung kann ich auch einstehen; aber es ist vollkommen möglich, dass die aufgehellten Larven, die ich untersuchte, noch nicht bis zu dem sehr starken Grade gebleicht waren wie Fischel's Objecte, und dass in solchen Graden in der That die Zellen völlig rund contrahirt und ohne Spur von pigmenthaltigen Fortsätzen sind, so wie es seine Abbildung Fig 4 zeigt. Immerhin aber möchte ich, wie früher, der geringeren Masse des gebildeten Pigments einen sehr wesentlichen Einfluss bei der Bleichung der Larven zuschreiben; die Mitwirkung dieses Factors giebt ja für das Epithel auch Fischel zu (p. 725 a. a. O.).

Wenn der Verfasser annimmt, dass entgegen der Meinung von Brücke, Keller und Ballowitz, nach denen bei der sogenannten Contraction der verästelten Pigmentzelle deren Fortsätze in pigmentlosem Zustande fortbestehen und nur das Pigment sich im Mittelkörper der Zelle zusammenballt, vielmehr eine wirkliche Einziehung der Fortsätze selbst erfolge, so möchte ich mich dem doch nicht ohne Weiteres ausschliessen. Es ist vollkommen richtig, dass man, wie er sagt, bei der Salamander-

larve im Zustand der Contraction weder bei frischen noch gefärbten Objecten etwas von diesen Fortsätzen erkennen kann, aber es lässt sich deswegen noch nicht behaupten, dass sie nicht da seien. Ich darf hier auch an meine Mittheilungen über die Theilung dieser grossen Pigmentzellen [1]) erinnern, bei welcher, wie dort (p. 281) beschrieben, die pigmenthaltigen Ausläufer zwar dicke knotige Formen annehmen, aber wie es scheint in ihrem Zusammenhang ganz erhalten bleiben. Dagegen will ich gern zugeben, dass eine völlige Zusammenballung des Pigments zur Form eines runden Klumpens um den Kern, welche ich damals bei den Zellen in der Schwanzflosse noch nicht beobachtet hatte, bei ihnen so vorkommen kann, wie sie Fischel jetzt beschreibt. Vom parietalen Bauchfell von Larven besitze ich in grosser Zahl Präparate, an denen ein grosser Theil der Pigmentzellen den Farbstoff in Form eines ganz runden Ballens um den Kern zeigt, während sie an anderen Präparaten verästelt sind. Dies betrifft jedoch niemals Zellen, die in mitotischer Theilung stehen; bei solchen sind die verzweigten Ausläufer pigmenthaltig vorhanden, nur wie gesagt von dickerer knotiger Form.

In Bezug auf die eben erwähnten, rund contrahirten Pigmentzellen des Bauchfells will ich noch eins erwähnen, was mir bemerkenswerth scheint: der Kern liegt bei ihnen niemals in der Mitte, sondern an einer Seite der Zelle aus dem Pigmentklumpen hervorragend; und zwar liegen die Kerne benachbarter solcher Zellen meistens nach einer und derselben Seite herausgerückt. Zwei epitheliale Pigmentzellen, bei denen es sich ganz ebenso zu verhalten scheint, hat Fischel in seiner Fig. 4 gezeichnet.

---

1) Ueber die Theilung von Pigmentzellen und Capillarwandzellen. Dies. Archiv Bd. 35, p. 275.

Helminthologische Mittheilungen.

Von

Dr. **v. Linstow** in Göttingen.

Hierzu Tafel XVI u. XVII.

Ascaris Ammocoetis n. sp.
(larva).

Herr Dr. E. Giglio-Tos in Turin hatte die Freundlichkeit, mir ein Präparat mit einer bisher unbekannten Ascaris-Larve zu schicken, die er in Ammocoetes branchialis gefunden hatte. An der Bauchseite von Chorda und Darm liegt eine kleine 0,56 mm lange Ascaris-Larve uneingekapselt in einem drüsigen Körper; die Breite beträgt 0,029 mm; der Oesophagus nimmt $^1/_7$, der Schwanz $^1/_{11}$ der ganzen Länge ein, und in den Seitenlinien verläuft eine erhabene Kante.

Filaria Geotrupis n. sp.
(larva) Fig. 1.

Im Fettkörper vom Geotrupis sylvaticus fanden sich aufgerollt, nicht encystirt, kleine Filarien-Larven von 0,67 mm Länge und 0,04 mm Breite; der Oesophagus ist auffallend lang und nimmt $^1/_2$ der Gesammtlänge ein, der Schwanz $^1/_{11}$, die Excretionsöffnung liegt 0,13 mm vom Kopfende. Die Thiere waren in Häutung, wie die vor dem Kopfende sichtbare, vom Körper entfernte hyaline Cuticula zeigt; der Körper ist verhältnissmässig breit.

Nematodum Clyti n. sp.
(larva) Fig. 2—3.

In einem Käfer, Clytus arcuatus L., dessen Larve in Eichen bohrt, fand ich zweimal massenhafte, sich lebhaft bewegende Nematoden-Larven; dieselben waren schlank, 0,67 mm lang und 0,013—0,022 mm breit, der Oesophagus nimmt $\frac{1}{6,8}$—$\frac{1}{7,8}$, der

Schwanz, welcher hinten abgerundet ist, $^1/_{20}$ der ganzen Länge ein; die Haut ist quergeringelt; ich versuchte sie in erst ausgeglühter, dann angefeuchteter und mit Eichenrindenmehl gemischter Erde zur geschlechtlichen Entwicklung zu bringen, die aber noch nicht gelungen ist, obgleich die Thiere mehrere Monate am Leben geblieben sind.

Cercaria Monostomi n. sp.

Fig. 4—7.

Mitten im Dorfe Weende bei Göttingen im klaren Weendebach, in welchem Enten und besonders zahlreich Gänse ihr Wesen treiben, findet sich in Lymnaea ovata und peregra eine zu Monostomum gehörige Cercarie.

Sie entsteht in Redien, die ganz jung und noch ohne Cercarien 0,062 mm lang und 0,012 mm breit sind (Fig. 4); man bemerkt einen Mundsaugnapf mit einer starken Ringmuskulatur und einen grossen, sich an ihn schliessenden unverästelten Darm.

Erwachsen sind die Redien bis zu 2 mm lang und 0,35 mm breit und bemerkt man, dass sie sich durch Abschnürung theilen können.

Die Cercarien sind zunächst, wie sie aus den Keimballen entstehen, rundlich, dann bekommen sie einen kurzen Stummelschwanz; bei weiterem Wachsthum erkennt man einen grossen Mundsaugnapf, Körper und Schwanz werden länger, vorn bemerkt man 2 braune Ocellen, im Körper liegen 10 grosse, helle Blasen in 2 Reihen neben einander, 4 Streifen schwarzen Pigments durchziehen den Körper der Länge nach und verdicken sich zwischen je 2 Blasen und in der Gegend der Ocellen (Fig. 6).

Erwachsen ist die Cercarie 0,62 mm lang und 0,2 mm breit, der Schwanz misst 0,48 mm; hinter dem Saugnapf liegen 3 Ocellen, von denen die beiden hinteren tief schwarz sind, während das vordere zunächst braun ist, später schwärzt sich auch dieses; an den Mundsaugnapf legt sich ein Schlundkopf, der Darm ist nur andeutungsweise zu erkennen und lässt sich nicht bis an das Ende verfolgen; die 4 Pigmentstreifen bleiben bestehen, die 10 hellen Blasen aber werden unkenntlich; am Hinterende sieht man die Endblase des Excretionssystems, von der 2 geschlängelte Gefässe nach vorn verlaufen. Die Ocellen sind 0,0052 mm gross, die beiden hinteren lassen im Profil gesehen eine Linse erkennen,

die von einem Pigmentbecher eingefasst ist; bei den jüngeren, braunen Ocellen erkennt man die Linse als helles Centrum. Der Schwanz hat aussen unter der Cuticula eine continuirliche Lage von Ringmuskeln, darunter eine unterbrochene von Längsfasern (Fig. 7). Die Larven finden sich encystirt in denselben Schnecken Lymnaea ovata und peregra; die kugelrunden Kapseln sind 0,21 mm gross; man erkennt den Mundsaugnapf, die Darmschenkel, die rundlichen Zellen mit granulirten Kernen des Körperparenchyms, die Ocellen und die 4 Pigmentstreifen.

Drei mit Ocellen versehene, zu Monostomum gehörende Cercarien sind beschrieben:

Cercaria = Histrionella ephemera von Siebold = Glonocercaria flava Dies. und de la Valette, auch von Pagenstecher beschrieben, die in Planorbis corneus vorkommt, sich auszeichnet durch 3 rothe Ocellen und zu Monostomum flavum Mehlis gehört.

Cercaria = Glenocercaria lophocerca de Fil. aus Paludina impura hat 2 grosse, kahnförmige Ocellen.

Cercaria imbricata Looss[1]) wird in der ausgezeichneten Arbeit über egyptische Parasiten beschrieben; hier finden sich 2 von schwarzem Pigment umgebene Ocellen, die Cercarie lebt in Paludina impura und dürfte zu Monostomum verrucosum Frölich = attenuatum Rud., = Notocotyle triserialis Dies. gehören.

Vielleicht ist unsere Cercaria der Jugendzustand von Monostomum mutabile Zed.

Distomum isoporum Looss.

(larva) Fig. 8.

In Ephemera vulgata, Chaetopteryx villosa und Anabolia nervosa gefangen an der Leine bei Göttingen, fanden sich zahlreiche eingekapselte Distomum-Larven in dünnwandigen, 0,36 mm langen und 0,34 mm breiten Cysten, die von einem unregelmässig begrenzten, breiten, mitunter braun gefärbten Hof umgeben waren. Das in ihnen enthaltene Distomum (Fig. 8) ist 0,47 mm lang und 0,22 mm breit; die Haut ist unbedornt, die Darmschenkel sind lang, der Mundsaugnapf ist 0,11 mm, der Bauchsaugnapf 0,10 mm gross; hinter letzterem liegen zwei

1) Recherches sur la faune prarasitaire de l' Egypte, Le Caire 1896, pag. 146—153, tab. X, Fig. 94—100, pag. 192—197, tab. XIV, Fig. 146—151.

Hoden schräg hinter einander; neben dem Schlundkopf finden sich 2 grosse, schwarze Augenflecken, und in ihrer Umgebung eine Gruppe von schwarzen Pigmentkörnchen; nach aüssen von ihnen liegt jederseits eine Gruppe granulirter, mit hellerem Kern versehener Drüsen, welche die Kapselsubstanz absondern und am Vorderrande des Mundsaugnapfes an 14 Punkten münden. Die Excretionsblase ist bei jüngeren Exemplaren keil-, bei älteren kleeblattförmig. Mit grösster Wahrscheinlichkeit führe ich diese Larve auf das von Looss[1]) beschriebene Distomum isoporum zurück, zu dem auch Distomum longicolle Frölich und Distomum globiporum Olsson gehört. Auch hier findet man hinter dem Mundsaugnapf rechts und links je eine Gruppe schwarzen Pigments und Kopfdrüsen mit Ausmündungen vor dem Mundsaugnapf, die Haut ist ohne Stacheln, die Hoden liegen schräg hinter einander, die Saugnäpfe sind fast gleich, die Darmschenkel reichen fast bis an das Hinterende des Körpers.

Die Art lebt im Darm von Squalius cephalus, Phoxinus laevis, Cyprinus carpio, Leuciscus rutilus, Abramis brama, Tinca vulgaris und Esox lucius, von denen die beiden ersteren Arten in der Leine hier vorkommen.

Die hierhergehörige Cercarie findet sich nach Looss in Cyclas cornea und rivicola.

Cercarien mit Augenflecken, welche zu Distomum gehören, sind mehrere beschrieben worden, Cercaria (Histrionella) echinocerca de Filippi, Cercaria (Histrionella) lemna und alata Ehrenb., Cercaria (Histrionella) bilineata Dies., elegans Dies., fissicauda Dies., erythrops Dies., melanops Dies., Cercaria cucumerina Ercolani, fulvopunctata Ercolani, Cercaria myocerca Villot, Cercaria Clausii Monticelli, aber alle können nicht hierher gezogen werden.

Distomum Phoxini n. sp.

(larva) Fig. 9.

In der Leibeshöhle von Phoxinus laevis findet sich in kugelförmigen, ziemlich dickwandigen, 0,26 mm grossen Cysten eine Distomum-Larve; die Länge beträgt 0,62—0,70 mm, die Breite 0,13—0,21 mm; der Mundsaugnapf misst 0,078, der Bauch-

1) Bibliotheca Zoologica Bd. XVI, Stuttgart 1894, pag. 49—56, tab. I, Fig. 15—18, tab. V, Fig. 102—111, pag. 54—55, tab. V, Fig. 112.

saugnapf 0,13 mm, die Haut ist fein bedornt; der Schlundkopf führt in einen kurzen Oesophagus, die Darmschenkel reichen bis an das Hinterende des Körpers; weitere Organe sind noch nicht erkennbar.

Distomum Notidobiae n. sp.

(larva) Fig. 10.

Diese Distomum-Larve lebt encystirt in Notidobia ciliaris und Sialis lutaria aus der Garte.

Die dünnwandige Kapsel ist länglich und 0,45—0,62 mm lang und 0,33—0,37 mm breit, und in ihr liegt die Larve nicht, wie es sonst die Regel ist, gekrümmt, sondern gestreckt; zwischen der Haut und der Kapsel findet sich eine geringe Flüssigkeitsmenge. Die Länge der Larve beträgt 0,68—0,84 mm, die Breite 0,24—0,35 mm, die Haut ist bedornt, der längliche Mundsaugnapf ist 0,15 mm lang und 0,12 mm breit, während der kreisrunde Bauchsaugnapf 0,077 mm misst. Gleich am Schlundkopf theilen sich die Darmschenkel, die ganz bis nach hinten reichen. Die Hoden liegen im Hinterende des Körpers schräg neben einander; vor dem Bauchsaugnapf bemerkt man den Cirrusbeutel und die beiden Geschlechtsöffnungen; die Endblase des Excretionssystems ist Y-förmig, die beiden vorderen Aeste umfassen den Bauchsaugnapf von hinten.

Distomum Mystacidis n. sp.

(larva).

In Mystacides nigra, an der Leine gefangen, findet sich eine andere Distomum-Larve, die in kugelförmigen, dünnwandigen, 0,16 mm grossen Kapseln gekrümmt liegt. Sie ist 0,25 mm lang und 0,078 mm breit, hat eine unbedornte Haut und ganz hinten einen grossen, kugelförmigen Haufen stark lichtbrechender Excretionskörner. Der Mundsaugnapf misst 0,057 mm, der Bauchsaugnapf 0,045 mm; andere Organe sind nicht entwickelt.

Distomum endolobum Duj.

(larva).

Die von mir[1]) früher beschriebene Larve kommt hier viel in Phryganiden und deren Wasserlarven vor; ich habe sie ge-

1) Dieses Archiv XXXIX, pag. 332—333, Taf. XV, Fig. 18.

funden in Limnophilus flavicornis, Limnophilus lunatus, Limnophilus griseus, Limnophis rhombicus und Anabolia nervosa.

Cysticercus Taeniae microstomatos Duj.
= Scolex decipiens Dies.
= Cysticercus Tenebrionis aut.
= Cercocystis Tenebrionis Villot.
Fig. 11—16.

Dieser Cysticercus scheint selten zu sein, denn er wurde 1853 von Stein bei Potsdam entdeckt, dann in einem einzigen Exemplare von Moniez[1]) bei Lille und von Grassi auf Sicilien gefunden, bis ich ihn in Göttingen wieder aufgefunden habe.

Das erste Stadium (Fig. 11) ist eine eiförmige Figur, die am Hinterende eine kleine Vorbuchtung zeigt, übrigens erkennt man nur die 6 paarweise gestellten Embryonalhaken; die Länge beträgt 0,22, die Breite 0,17 mm. Auf der folgenden Entwicklungsstufe misst der Körper 0,35 mm in der Länge und 0,25 mm in der Breite, während ein dunklerer Körper, der sich im Innern gebildet hat (Fig. 12), 0,31 mm lang und 0,24 mm breit ist; letzterer wird in den vorderen $^{2}/_{3}$ aus 0,010 mm grossen Zellen mit randständigem Kern gebildet, während das hintere Drittel aus 0,0039 mm grossen Zellen mit centralem Kern besteht. Von einem Schwanzanhang, von Rostellum, Haken und Saugnäpfen sieht man noch nichts, die 6 Oncosphären-Haken sind erhalten; von letzteren (Fig 16) sind die vorderen derber und breiter und 0,018 mm gross, die mittleren messen 0,016 mm und die hinteren wieder 0,018 mm.

Im folgenden Stadium (Fig. 13) ist die äussere Hülle nach hinten gewachsen, der Schwanzanhang beginnt sich zu bilden, die Grenze des centralen, dunkeln Körpers aber delaminirt sich von der Umgebung und ist von einem hyalinen Saum umgeben; Saugnäpfe und Rostellum sind angedeutet.

An dem entwickelten Cysticercus unterscheidet man die vordere Cyste, welche 0,29 mm lang und 0,28 mm breit ist, und den Schwanzanhang (Fig. 14); die Gesammtlänge beträgt 0,48 mm, die Breite des Schwanzes 0,18 mm. An der äusseren Hülle

1) Essai Monographique sur les Cysticerques. Paris 1880, pag. 75—79.

(Fig. 14 a) sieht man aussen in der Längsrichtung verlaufende Spindelzellen, darunter liegt eine Schicht von Ringmuskeln; unter der äusseren Hülle folgt ein ein- und ausstülpbarer Körper (Fig. 14 b), der 0,25 mm lang und 0,20 mm breit ist; in ihm ist der Scolex (Fig. 14 c) eingeschlossen; die Saugnäpfe sind 0,055 mm lang und 0,047 mm breit; das Rostellum ist birnförmig und trägt einen einfachen Kranz von 30 Haken; dieselben haben noch keine richtige Darstellung gefunden, denn weder Stein's Abbildungen der Cysticercus-Haken, noch Dujardin's der Tänienhaken sind ganz genau; sie messen 0,0104 mm, sind also erheblich kleiner als die Haken der Oncosphäre, und haben die in der Abbildung (Fig. 15) wiedergegebene Form. Der Schwanzanhang trägt die 6 Oncosphärenhaken. Stein[1]) giebt an, diesen Cysticercus zu Millionen gefunden zu haben; die Zahl der Haken giebt er zu 28—32 an; er hat den im Inneren sich bildenden, dunkeln Körper gesehen, den er für die Oncosphäre hält, denn die 6 auf dem helleren Theil sitzenden Haken nennt er abgestossen.

Offenbar ist der Scolex aus der Cyste vorstülpbar; die hierzu nöthige Oeffnung am Scheitel ist vorhanden, ist aber von Stein übersehen.

Wenn bisher vermuthet wurde, dass dieser Cysticercus zu Taenia microstoma Duj. gehört, glaube ich dieses aus der Anzahl, Grösse und Form der Haken als zweifellos hinstellen zu können.

Bei der grossen Uebereinstimmung im anatomischen Bau des Genus Taenia und der in der äusseren Form noch grösseren Aehnlichkeit ihrer sechshakigen Oncosphären sollte man auf einen einheitlichen Modus der Entwicklung schliessen; aber das Gegentheil ist der Fall, der Cysticercus bildet sich aus der Oncosphäre auf die allerverschiedenste Weise. Zunächst lassen sich zwei Gruppen unterscheiden.

I. Jede Oncosphäre bildet nur einen Scolex.

1. Die Oncosphäre wird hohl und wird zur mit Flüssigkeit gefüllten Schwanzblase; die Kopfanlage ist hohl und aus

1) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. IV, Leipzig 1853, pag. 205—212, Taf. X, Fig. 12—20.

ihr entwickelt sich der Scolex im eingestülpten Zustande; hierher gehören die Cysticerken der grossen Säugethier-Tänien [1]).

2. Die Kopfanlage ist solide, sie entwickelt sich im Hinterende einer anfangs geschlossenen, dann vorn offenen Höhlung in vorgestülptem Zustande des Scolex; so fand Hamann [2]) die Entwicklung des Cysticercus Taeniae sinuosae; schon bei den jüngsten Formen ist ein grosser Schwanzanhang vorhanden.

3. Es entsteht zunächst eine centrale Höhlung, in welcher sich hinten eine Hervorragung bildet, auf der die ersten Anlagen von Saugnäpfen und Rostellum sichtbar werden; so fand ich [3]) es bei einem nicht bestimmbaren Cysticercus aus Gammarus pulex; von einem Schwanzanhang sieht man keine Spur.

4. Im Centrum der Oncosphäre entsteht ein Hohlraum, am vorderen Körpertheil bilden sich die Saugnäpfe an der Peripherie, hierauf zeigt sich am Scheitel eine Einziehung, die sich mehr und mehr vertieft, und in ihrem Grunde entsteht der Scolex in eingestülptem Zustande; so fanden Grassi und Rovelli [4]) die Entwicklung des Cysticercus Taeniae ellipticae. Auch Mrázek [5]) schildert, wie beim Cysticercus Taeniae tenuirostris? und gracilis Saugnäpfe und Scolex sich vorn aussen bilden und nachher zurückgestülpt werden.

5. Es bildet sich keine Höhlung, der Scolex bildet sich im Innern des soliden Körpers in vorgestülptem Zustande, so bei Dithyridium.

6. Die geschilderte Entwicklung des Cysticercus aus Tenebrio molitor; es bildet sich kein Hohlraum, der Scolex bildet sich im Innern in vorgestülptem Zustande und wird nicht eingezogen wie unter 4. Villot [6]) sagt über diese Form: „Cystique,

---

1) Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig u. Heidelberg 1879—1886, pag. 440—448.

2) Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXIV, N. F. XVII, 1889, pag. 1—3, Taf. I, Fig. 4—8.

3) Dieses Archiv Bd. XXXIX, 1892, pag. 336—337, Taf. XV, Fig. 22—23.

4) Ricerche embriologiche sui Cestodi. Atti Accad. Gioënia nat. Catania 1892, 4. ser., vol. 4, Mem. pag. 1—108, tab. I—IV.

5) Nachricht d. k. Böhm. Gesellschaft d. Wissensch. 1891, pag. 131, Taf. VI, Fig. 24—26.

6) Ann. sc. natur. zoolog. Paris 1883, art. 4, pag. 43—46.

dont la vésicule caudale se forme par bourgeonnement exogène"; die vésicule caudale ist aber das ursprüngliche.

7. Der Scolex ist solide und nicht einstülpbar, er entsteht an dem anfangs soliden, später mit Flüssigkeit gefüllten Körper, dem Abkömmling der Oncosphäre; so schildert Moniez[1]) die Entwicklung des Cysticercus pisiformis.

8. Es entsteht ohne alle Umwandlungen aus der Oncosphäre in directer Entwicklung ein tänienartiger Körper, ein Plerocercoïd, wie Leuckart[2]) und Mrázek[3]) es gefunden haben.

II. Gruppe. Jede Oncosphäre bildet zahlreiche Scoleces durch ungeschlechtliche Vermehrung.

9. An der Innenwand einer von der Oncosphäre abstammenden Blase bilden sich die hohlen, zurückgestülpten Scoleces, wie Leuckart[4]) die Entwicklung von Coenurus schildert.

10. Die Scoleces entstehen in Keimkapseln an der Innenwand der Blase, die sich zu Tochter- und Enkelblasen abschnüren können, so bei Echinococcus nach Leuckart[5]).

11. Ein Blastogen, die frühere Oncosphäre knospt nach aussen und bildet zahlreiche zusammenhängende Colonien von kurzgestielten, dreitheiligen Cysticerken, wie Villot[6]) die Entwicklung von Staphylocystis schildert.

12. Das Blastogen, die ursprüngliche Oncosphäre, treibt wenige Knospen, die sich nicht gleichzeitig, sondern nach einander entwickeln; in ihnen bildet sich der Cysticercus in einem rundlichen Hohlraum, ein jeder isolirt; letzterer steht durch kurze Stiele in Zusammenhang; so schildert Villot[7]) die Bildung von Urocystis.

13. Aus der Oncosphäre entsteht ein solider Körper, der nach aussen Knospen treibt durch seine äussere Zellschicht; der Körper wird von einer vom Wirth gebildeten Hülle umgeben;

1) l. c. Taf. I, Fig. 1—2.
2) l. c. pag. 464.
3) l. c. Taf. VI, Fig. 27.
4) l. c. pag. 352.
5) l. c. pag. 453.
6) Ann. sc. natur. 6 sér. Zoolog. 1—8, Paris 1878, art. 5, pag. 1—19, tab. 11.
7) ibid. 6 sér., tab. XV, 1883, art. 4, pag. 1—61, tab. 12.

im Centrum jeder Knospe entsteht der solide, nicht eingestülpte Scolex; aus den mittleren Schichten bildet sich der Körper, aus der Aussenschicht die Schwanzblase. Die Cysticerken lösen sich später vom Stammkörper und liegen nun in der Hülle frei; es entsteht am Scheitel eine Oeffnung, dahinter ein Hohlraum, in den der Scolex hineinwächst, nach Haswell und Hill[1]) Entwicklung von Polycercus Didymogastris.

14. Aehnlich wie die letztere Form bildet sich der Echinococcus, den Meeznikoff in Lumbricus fand, der Polycercus Lumbrici Villot's; hier aber entstehen die Scoleces ausgestülpt und die drei Abtheilungen liegen während der Bildung hinter, nicht in einander; erst später erfolgt die Einstülpung[2]).

Jeder dieser Entwicklungsgänge ist gänzlich von den übrigen verschieden, und vielleicht wird sich die Zahl der Vorgänge noch vermehren lassen.

Cysticercus Taeniae furcatae Stieda.

Fig. 17—18.

In Geotrupes sylvaticus fand ich in grossen Mengen einen geschwänzten Cysticercus, der nach Zahl, Form und Grösse der Haken zu Taenia furcata der Spitzmäuse gehört. Die Cyste ist 0,30 mm lang und 0,26 mm breit, der Schwanz hat eine Länge von 0,88 mm und eine Breite von 0,31 mm. Die Cyste lässt aussen Ring- und darunter Längsmuskeln erkennen, am Scolex bemerkt man ausser verstreuten Kalkkörperchen vorn vor den Saugnäpfen zwei Gruppen derselben. Die Saugnäpfe sind 0,057 mm gross, das birnförmige Rostellum ist an seiner Basis von einem Ringgefäss umgeben, von dem 4 Gefässe nach hinten abgehen; vorn trägt es einen einfachen Kranz von Haken, deren ich 24, 24, 26, 27, 25, 27, 27, im Durchschnitt 26 zählte; dieselben erinnern in der Form an die der Taenia acuta der Fledermäuse, die drei Aeste sind annähernd gleich lang und der Hebelast ist bauchig aufgetrieben; die Länge beträgt 0,0247 mm. Der Schwanzanhang hat einen hyalinen Saum, die Oncosphären-Haken messen 0,0156 mm. Die Tänie scheint selten zu sein, denn sie ist bis

1) Proceed. Linn. soc. New South Wales, 2. ser., vol. VIII, part. 3 Sidney 1894, pag. 365—376, tab. XIX—XX.

2) Leuckart, l. c. pag. 465.

jetzt nur von Stieda[1]) beschrieben; er nennt die Tänie sehr selten, sie ist 8—10 mm lang und besteht aus etwa 100 Gliedern; die Geschlechtsöffnungen stehen einseitig, und die 22—28 Haken messen 0,024 mm; die Form gleicht genau der bei unserem Cysticercus gefundenen.

Cysticercus Parasilphae n. sp.

Fig. 19—20.

Während die langgeschwänzten Cysticerken, die von Hamann, Mrázek, Blanchard, Rosseter und mir beschrieben sind, alle ein mit Haken bewaffnetes Rostellum zeigen, ist hier zum ersten Male eine langgeschwänzte, unbewaffnete Form gefunden. Unter etwa 30 Exemplaren von Parasilpha tristis Illig. enthielten 3 solche Cysticerken, zwei davon je 1, eins aber 2 Exemplare.

Die Cyste ist 0,26 mm lang und 0,23 mm breit, die Saugnäpfe aber haben eine Länge von 0,0598 mm und eine Breite von 0,0572 mm; ein Rostellum fehlt.

Die Cyste (Fig. 20) ist sehr complicirt gebaut. Zu äusserst bemerkt man eine körnig-hyaline Schicht, darunter eine schmale, völlig hyaline, nun folgt die eigentliche Cyste, deren äussere Lage radiär gestreift ist, während die innere körnig-hyalin erscheint, dann folgt eine concentrisch gestreifte Lage und hierauf der Scolex, dessen äussere Schicht Kalkkörperchen und netzförmig verzweigte Gefässe erkennen lässt; im Scheitelpunkt ist die Oeffnung zum Vorstülpen.

Der ungemein lange Schwanz misst 11,06—20,14 mm und ist ganz vorn 0,48 mm, am Ende 0,088 mm breit. Dicht hinter dem Cystentheil zeigt er Ring- und Längsmuskeln, übrigens besteht er aus einem zarten Parenchym, in welchem hyaline Kugeln von durchschnittlich 0,02 mm Grösse eingebettet sind; daneben finden sich kleinere, oft granulirte Zellen mit mehreren kugelförmigen, oft halbmondförmigen Kernen. Die Grenzmembran ist sehr fein, Oncosphären-Haken fehlen.

Der lange Schwanz ist offenbar ein Haftorgan, mit dem das Thier an den Darmzotten seines definitiven Wohnthieres

---

1) Archiv für Naturgesch. Bd. 28, Berlin 1862, pag. 208—209, Taf. VIII, Fig. 6 b u. 7.

kleben bleibt; zu welcher Tänie der Cysticercus gehört, lässt sich, da die Haken fehlen, nicht sagen.

Entsprechend der grossen Verschiedenheit in der Entwicklung der Cysticerken sind dieselben auch ausserordentlich verschieden gebaut, wie schon aus den zahlreichen Gattungsnamen hervorgeht, mit denen man sie belegte, bevor man sie als Larven des Genus Taenia erkannte; eine Anzahl dieser Namen sind zwar auch erst in jüngster Zeit von Villot aufgestellt.

Die monocephalen Formen wurden genannt: Cysticercus, Cysticercoïd, Monocercus, Cryptocercus, Plerocercus, Plerocercoïd, Scolex, Milina, Gryporhynchus, Cercocystis, Pseudocystis, Piestocystis, Dithyridium, die polycephalen Echinococcus, Coenurus, Urocystis, Staphylocystis, Polycercus.

Man unterscheidet monocephale Formen ohne Schwanzanhang, unter denen die grossen Formen der Säugethier-Tänien am bekanntesten sind, welche aus einer mitunter sehr grossen mit Flüssigkeit gefüllten Blase bestehen; der Scolex ist hohl und haftet in zurückgestülptem Zustande an einer Stelle der Innenseite der Blasenwand; so bildet Leuckart[1]) Cysticercus pisiformis ab.

Ganz anders ist Cysticercus fasciolaris gebildet; hier ist der Körper, wenn wir so den Theil zwischen Scolex und Cyste nennen, so gewaltig entwickelt, dass er in letzterer nicht Raum hat; er ist langgestreckt und tänienartig gegliedert und trägt die Cyste hinten als unbedeutenden Anhang.

Moniez beschreibt unter dem Namen Cysticercus Taeniae Grimaldii eine Form, bei der eine 650 mm lange Anlage des Körpers in der Cyste aufgerollt liegt; das Receptaculum capitis ist geplatzt.

Bei Monocercus Arionis, einer grossen von mir[2]) in Gammarus pulex gefundenen Form, Cysticercus Taeniae pachyacanthae genannt, und zahlreichen anderen, füllen Körper und Scolex die Cyste im zurückgestülpten Zustande vollkommen aus, der wie

---

1) l. c. pag. 443, Fig. 191.

2) Dieses Archiv XXXIX 1892, pag. 340—341, Taf. XV, Fig. 27—30.

ein Handschuhfinger umstülpbare Theil aber ist der Körper. Hierher dürfte auch Gryporhynchus gehören, ebenso Cysticercus Lumbriculi Ratzel und Cysticercus Taeniae tetragonae Piana.

Bei Piestocystis dithyridium sind nach Leuckart[1]) die drei Theile, Scolex, Körper und Cyste, in eins verschmolzen, und der vordere, schmalere Theil mit den Saugnäpfen kann in den breiteren, hinteren eingestülpt werden, eine Dreitheilung aber ist nicht zu erkennen.

Die Plerocercoïde gleichen einer vorgestülpten Piestocystis, sind aber nicht einstülpbar; sie gleichen einer jungen, ungegliederten Tänie und sind wahrscheinlich das Bindeglied zwischen dieser und der Oncosphäre, so dass letztere ohne eine Cysticercus-Zwischenform direct zur Tänie auswächst. Solche Form beschreibt Leuckart[2]) aus Cyclops serrulatus, Mrázek[3]) aus Cyclops agilis und ich[4]) fand eine solche in Lacerta agilis. Hierher gehört vielleicht auch Milina grisea van Beneden's.

Gewissermaassen nur aus dem Scolex besteht der Cysticercus Taeniae murinae, welcher sich nach der höchst interessanten Entdeckung von Grassi und Rovelli ohne Zwischenwirth in den Darmzotten der Ratten entwickelt; Körper und Cyste fehlen hier ganz.

Bei den geschwänzten Formen finden wir nicht weniger Verschiedenheiten.

Die gewöhnlichste Form ist die, bei welchen Körper und Scolex eingestülpt in der Cyste liegen, welche mit einem oft ungemein langen Schwanzanhang versehen ist, der die Oncosphären-Haken trägt; hierher gehört ausser vielen anderen von Hamann, Mrázek und mir beschriebenen Arten auch der Cysticercus aus Tenebrio molitor.

Eine merkwürdige Abweichung bietet der Cysticercus Taeniae Hamanni Mrázek[5]), bei dem die Aussenwand der Cyste in einen mächtigen Borstenbesatz aufgelöst ist. Dass Körper und Scolex bei diesen Formen aus der Cyste ausgestülpt werden

1) l. c. pag. 435, Fig. 185.

2) ibid. pag. 464, Fig. 212.

3) Nachricht d. k. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1891, pag. 129, Taf. VI, Fig. 27.

4) Dieses Archiv l. c. pag. 342, Taf. XV, Fig. 37.

5) l. c. 1890, Taf. VI, Fig. 17.

können, zeigt der Cysticercus Taeniae fasciatae Mrázek[1]) und Taeniae gracilis Mrázek[2]).

Der Cysticercus Taeniae ellipticae = cucumerinae, wie Grassi und Rovelli ihn schildern, ist ein Scolex mit einem Schwanzanhang ohne Körper und Cyste.

Gänzlich abweichend ist wieder nach Grassi und Rovelli der Cysticercus Taeniae diminutae = leptocephalae gebaut. Während sonst Cyste und Schwanz durch eine scharfe Grenze geschieden sind, gehen sie hier ohne eine solche in einander über und das Ganze ist von einer abstehenden, ovalen Hülle umgeben.

Völlig isolirt steht der von mir[3]) beschriebene Cysticercus Taeniae acanthorhynchae; in der Mitte eines parenchymatösen Körpers liegt die Cyste, der Scolex ist vorgestreckt und sammt dem Körper von der parenchymatösen Masse umgeben, welche hinten in den Schwanz übergeht.

Die polycephalen Formen Echinococcus, Coenurus, Polycercus, Staphylocystis, Urocystis sind ebenfalls ganz verschieden gebaut, die Knospen bilden sich bald innen, bald aussen und der Bau ist bei allen grundverschieden. Jedoch scheint es nicht gerechtfertigt, diesen Formen besondere Gattungs- und Artennamen zu geben, da alle Larven des Genus Taenia sind; die Schmetterlingsraupen einer Gattung werden doch auch nicht mit besonderen Gattungsnamen belegt.

Taenia depressa v. Sieb.

Fig. 21—34.

Im Jahre 1875 gab ich[4]) eine kurze Schilderung einer geschlechtsreifen Proglottide, um die Anordnung der Geschlechtsorgane zu zeigen. Neuerdings hat Fuhrmann[5]) diese Tänie untersucht, wobei er meine Angaben einer abfälligen Kritik unterzieht. Bei einer erneuten Untersuchung habe ich gefunden, dass ich mich allerdings in zwei Punkten geirrt habe; eins habe ich nicht richtig gesehen, nämlich, dass die männlichen

1) l. c. 1891. Taf. VI, Fig. 1.

2) ibid. Taf. VI, Fig. 18.

3) Dieses Archiv l. c. pag. 341—342, Taf. XV, Fig. 31.

4) Archiv für Naturgesch. 1875, pag. 187—188, Taf. II, Fig. 1—3.

5) Revue Suisse de Zoologie t. III, 1896 (1895), pag. 449—456, tab. XIV, Fig. 11—15.

und weiblichen Geschlechtsorgane nicht am Gliedrande, sondern schon in einem Punkte zusammenstossen, der in etwa 1/4 der Entfernung vom Rande auf dem Querdurchmesser liegt; ferner habe ich die Bedeutung zweier Organe, des Keimstocks und Dotterstocks verwechselt. Meine Arbeit stammt aus einer Zeit, in der es noch keine Mikrotome, keine Schnitt- und Färbemethode gab, die es jetzt jedem Anfänger leicht machen, an Längsschnitten in der Nähe des Randes zu sehen, ob man einen oder zwei Kanäle durchschnitten hat, und an Schnitten durch die mittleren Theile, ob man Dotter- oder Keimzellen vor sich hat. Ich studirte damals die Glieder an aufgehellten Totalpräparaten, und da es bekannt war, dass bei den meisten Distomen der Keimstock ein in der Mittellinie oder in ihrer Nähe gelegener einheitlicher Körper, der Dotterstock aber ein seitlich links und rechts symmetrisch gelegenes Organ ist, so war kaum zu vermuthen, dass es bei den ganz ähnlich gebauten Täniengliedern umgekehrt sein würde.

Da es mir gelang, frisches Material in genügender Menge aus Cypselus apus zu erhalten, gebe ich, um mein Versehen wieder gut zu machen, eine erneute Schilderung dieser Tänie, da Fuhrmann eine ganze Reihe von Punkten übersehen, andere irrthümlich gedeutet hat.

Meine Exemplare waren klein, die Länge betrug 10—14 mm, die Proglottidenzahl betrug nicht mehr als 28, die hintersten Glieder waren 1,42 mm breit und 1,22 mm lang.

Der Scolex ist 0,48 mm breit, die Saugnäpfe haben eine Länge von 0,23 und eine Breite von 0,18 mm, während das Rostellum vorn einen Durchmesser von 0,13 mm hat; man erkennt an ihm Längs- und Ringmuskeln. Es ist bewaffnet mit zwei Reihen von Haken, die leicht abfallen; in jeder Reihe stehen 14—15 Haken, so dass 28—30 vorhanden sind; die Spitze der Hakenäste beider Reihen liegen in einer Kreislinie; die Wurzeläste aber der grösseren reichen etwas weiter nach vorn; diese messen 0,0507 mm, die kleineren 0,0429 mm; die Form bitte ich aus der Abbildung zu ersehen (Fig. 33); man erkennt, dass es sich um zwei sehr ähnliche, aber nicht gleiche Formen handelt, da die kürzeren stärker gekrümmt sind. Krabbe[1])

1) Bidrag til Bundskab om Fuglenes Baendelorme. Kjöbenhavn 1869, pag. 335—336, tab. X, Fig. 270—271.

sagt von den Haken: Uncinulorum corona duplex, quorum longitudo 0,034—0,051 mm; damit bezeichnet er zwei Reihen gleicher Haken, deren Länge in den angegebenen Grenzen schwankt, wie auch Fig. 271 zwei völlig gleich grosse Haken abgebildet werden; bei zwei verschiedenen Hakengrössen pflegt Krabbe zu sagen quorum majores . . ., quorum minores . . . etc.

Fuhrmann hat die Haken nicht gesehen.

Der Proglottidenkörper beginnt unmittelbar hinter dem Scolex, und in den nächsten Gliedern, schon sehr früh, sieht man die Anlange der Geschlechtsorgane, wie Olsson[1]) es abbildet.

Am Hinterrande des Scolex, entsprechend dem Hinterrande der Saugnäpfe, liegt stets braunschwarzes Pigment.

Die Cuticula färbt sich schwach mit Boraxcarmin und hat eine Mächtigkeit von 0,0028 mm, die unter ihr liegende Hautmuskelschicht ist 0,0035 mm stark; die äusseren Ringmuskeln sind schwächer entwickelt als die inneren Längsmuskeln.

Unter der Hautmuskelschicht findet sich die breite Lage kolbenförmiger, gekernter Zellen, welche wir nach Blochmann's Darstellung Epithel nennen müssen; die Zellen färben sich lebhaft, ihre Kerne noch intensiver, und die zu innerst liegenden sind lang gestielt, um die Cuticula erreichen zu können. Nach innen vom Epithel verlaufen Bündel kräftiger Längsmuskeln; die Bündel sind 0,0052—0,0104 mm breit, die sie trennenden Zwischenräume sind breiter und messen 0,0130—0,0234 mm; oft gehen in spitzem Winkel oder bogenförmig Anastomosen in Gestalt von Muskelfasern von einem zum andern Bündel hinüber.

Die Transversalmuskeln sind nicht stark entwickelt, man sieht sie besonders an den Hinter- und Vorderrändern der Proglottiden, wo sie ein an der Grenze zweier Glieder gelegenes, gleich zu schilderndes lockeres Gewebe begreuzen; manchmal sieht man hier Längsfasern in die transversale Richtung umbiegen.

Das Parenchym ist in den jüngeren Gliedern zellig; die Zellen sind achromatisch, unregelmässig gerundet, mit excentrisch gestellten, sich schwach färbendem kleinen Kern.

---

1) Bidrag til Skandinaviens Helminthfauna, Stockholm 1893, pag. 29, tab. III, Fig. 49.

Die mitunter sehr dicht gesäten Kalkkörperchen sind concentrisch geschichtet, zuweilen sind sie ganz, mitunter ist nur ihr Centrum granulirt; durchschnittlich sind sie 0,013 mm gross.

Zwischen der Cuticula und der Hautmuskulatur einerseits und der Parenchymlängsmuskulatur andererseits an der Grenze je zweier Proglottiden fehlt das Epithel und ist in einer ringförmigen 0,013—0,028 mm breiten Schicht durch ein sehr lockeres Gewebe ersetzt, das auf Schnitten wie eine nur von zarten Längsfasern durchzogene Lücke erscheint; in den mittleren Schnitten einer Serie glaubt man bei Flächenschnitten an den Rändern, bei Dorsoventralschnitten in der Dorsal- und Ventrallinie Querschnitte von Gefässen zu sehen. Beim lebenden Thier werden die Lücken zwischen den Fasern von einer serösen Flüssigkeit erfüllt sein, und die Schicht bedingt offenbar die leichte Trennbarkeit zweier an einander grenzender Glieder.

Vom Gehirnganglion treten links und rechts zwei Nervenstränge nach hinten, welche die Gliederkette durchziehen und auf Querschnitten im 2. und 6. Theile einer in 7 gleiche Theile getheilten Transversallinie erscheinen. Nach innen vom Nerven verlaufen jederseits zwei stark geschlängelte Längsgefässe (Fig. 22), von denen das eine am Hinterrande der Proglottide durch eine Anastomose mit dem entsprechenden der anderen Seite verbunden ist; die Gefässwandung enthält kleine Kerne mit Kernkörperchen; erstere sind schwach, letztere stärker färbbar und die Wandung ist 0,0021 mm stark.

Die Hoden sind länglich rund, der grössere Durchmesser beträgt 0,052—0,097 mm, der kleinere 0,042—0,053 mm; die Zellen enthalten Tochterzellen und diese wieder Enkelzellen, die letzteren sind sehr gleichmässig gebildet und messen 0,0039 mm; die Hoden liegen besonders zahlreich in der hinteren Proglottidenhälfte, in der vorderen fehlen sie mitunter ganz (Fig. 21 *h*). Fuhrmann nennt die Hoden kreisrunde Bläschen von 0,007 mm Durchmesser, was wohl nicht richtig ist.

Der Same wird in die Vasa efferentia ergossen und diese sammeln sich in das Vas deferens, das in reichen Schlingen hinter und dann vor dem Cirrusbeutel aufgerollt liegt (Fig. 21 *vd*), um dann an der inneren Seite in letzteren einzutreten. Fuhrmann lässt das Vas deferens aus dem Cirrusbeutel austreten und dorsal von demselben zahlreiche Schlingen bilden, welche

stellenweise von grossen Prostata-Zellen bedeckt sind; Prostata-Zellen am Vas deferens sind bisher noch nicht gefunden, auch hier habe ich sie nicht gesehen.

Der Cirrusbeutel (Fig. 21, 30 *cb*) ist ein grosses, spindelförmiges Organ, das in der Regel quer und stets an der einen Seite vorn im Gliede liegt; es nimmt etwa den vierten Theil des Querdurchmessers ein. In ihm findet man in jüngeren Proglottiden den Cirrus, stets aber reiche Schlingen des Vas deferens, so dass das Organ sowohl Cirrusbeutel wie Samenblase ist. Die Aussenwand wird gebildet von einer ungemein mächtigen Längsmuskulatur, welche aus feinen, radiär gestellten Lamellen besteht und aussen nicht scharf abgegrenzt ist (Fig. 26 *lm*); dann folgt nach innen eine Radiärmuskulatur und auf diese eine Endothelschicht (Fig. 30 *e*). Aussen mündet der Cirrusbeutel in den tief eingestülpten Sinus genitalis, innen setzt sich an ihn ein auffallendes Muskelbündel, das mitunter $^3/_4$ der Länge des Cirrusbeutels erreicht, der Retractor des Cirrusbeutels; diese Muskeln dringen aber in den letzteren hinein und die an die Wandung ausstrahlenden Fasern umgeben das Vas deferens (Fig. 26 *r*). Da, wo das Vas deferens in den Cirrusbeutel tritt, ist dieser aussen mit einem einfachen Kranze kleiner, gestielter Drüsen besetzt (Fig. 30 *k*). Die erste oder innerste Strecke des Vas deferens im Cirrusbeutel ist mit einem merkwürdigen Verschlussapparat umgeben (Fig. 21, 30 *ca*), der aussen aus Längs-, innen aus Radiärmuskeln besteht und offenbar bei Contractionen des Beutels ein Zurückfliessen des Samens verhindern soll. Die sehr mächtigen Längsmuskeln können den Cirrusbeutel sehr verkürzen, so dass seine Gestalt fast kugelförmig wird. Der Verschlussapparat ist 0,078 mm lang und 0,034 mm breit (Fig. 29).

Fuhrmann sagt, der Cirrusbeutel bestehe ausschliesslich aus Längsmuskeln, die sehr flache und breite Muskelbänder seien, den Retractor des Cirrusbeutels nennt er Retractor des Penis, obgleich er diesen garnicht berührt.

Der Cirrus liegt bei jungen Proglottiden zurückgestülpt im Cirrusbeutel und wurzelt an dessen äusseren Ecke (Fig. 27 *c*); die gleich zu erwähnenden Dornen liegen hier im Innern; er hat in dieser Lage einen Querdurchmesser von 0,012 mm und ist an seiner Wurzel von einer Scheide umgeben, die von dicht

gedrängten Prostata-Drüsen besetzt ist; charakteristisch ist die W-förmige Wurzel an der Aussenecke des Cirrusbeutels.

Zur Selbstbegattung wird der Cirrus, vermuthlich durch Contraction der Längsmuskulatur aus dem Cirrusbeutel heraus und in einen Kanal des Genitalsinus hineingedrängt; er ist nun 0,26 mm lang; an der Wurzel ist seine Scheide wiederum mit Drüsenzellen besetzt; etwas vor der Mitte ist er verdickt und trägt hier 20 Längsreihen stärkerer Dornen, die äusserste, dünne Spitze ist dornenfrei, dicht hinter ihr bemerkt man wieder einen Ring feinerer Dornen, die sich immer kleiner und sparsamer werdend bis zu dem stärkeren Dornenringe fortsetzen; der Durchmesser beträgt an der stärker bedornten Stelle 0,018—0,023 mm, an der Wurzel ist er 0,044 und an der Spitze 0,018 mm breit. Die Dornen sind nach hinten gerichtet. Der Genitalsinus ist sehr tief eingestülpt und kann in gestrecktem Zustande fast $^1/_4$ des Querdurchmessers der Proglottide erreichen. Die Längsmuskelschicht der Hautmuskulatur verdickt sich zu einer mächtigen Ringmuskellage (Fig. 23 *r*), und nach aussen nach dem Gliedrande zu wird der Durchmesser, der anfangs 0,068 mm betrug, immer kleiner, bis er an der Mündung auf $^1/_3$ reducirt ist, letztere ist kreisförmig und 0,013 mm gross (Fig. 24); der Durchmesser des Sinus beträgt innen 0,068 mm, in der Mitte 0,047 mm, aussen 0,027 mm. Eine mächtige Ringmuskellage umgiebt den Gang (Fig. 23 *r*), aussen liegen nahe der Mündung Epithel-, weiter nach innen Drüsenzellen, in der Mitte ist ein Gang zur Aufnahme des Cirrus bemerkbar, der aber nur einen kurzen Verlauf hat, und aussen mit Drüsen besetzt ist (Fig. 27, 30 *d*), derselbe ist aussen gestützt von einem parenchymatösen Gewebe. Die Innenwand des Sinus ist an der äusseren Hälfte mit feinen, in Bogenlinien gestellten Stäbchen besetzt (Fig. 25).

Die Geschlechtsöffnung steht abwechselnd rechts und links, aber nicht regelmässig; man trifft oft zwei auf einander folgende an derselben Seite.

Wenn die Selbstbegattung erfolgen soll, so quillt ringförmig um die Mündung des Sinus ein Parenchymwall vor, der dessen Mündung verschliesst; die Proglottiden erhalten nun ein verändertes Aussehen, da an der einen Seite vorn eine kolbenförmige Vorbuchtung erscheint (Fig. 22). Nun wird, ohne Zweifel durch Contraction der Längsmuskeln des Cirrusbeutels, der Cirrus

vor- und in den Sinus hineingedrängt; da dessen Mündung aber verschlossen ist, biegt die Spitze um und dringt in die Vagina hinein (Fig. 30), um in diese den Samen zu ergiessen. Die Umbiegungsstelle liegt dicht vor dem stärkeren Dornenkranze.

Nach vollzogener Begattung verschwindet der Ring wieder, der Sinus öffnet sich und der Cirrus kann sich strecken, so dass seine Spitze etwas über den Gliedrand vorragt. Der einmal aus dem Cirrusbeutel vorgestülpte Cirrus wird nicht wieder in den ersteren hineingezogen.

Fuhrmann sagt: „Die hintere Hälfte der Röhre (des Cirrus) erleidet eine Verengerung, denn sie ist es, welche im erigirten Zustande des Penis den inneren Kanal, durch welchen das Sperma fliesst, darstellt. An diesen Theil des Cirrus heftet sich ein aus ca. 10 Fasern bestehendes Muskelbündel an, welches am hinteren, inneren Ende des Cirrusbeutels seinen Angriffspunkt hat. Seine Funktion ist die, den ausgestülpten Cirrus wieder zurückzuziehen. Wenn der Cirrus ausgestülpt ist, so ist der Zugang zur Vagina durch ihn vollständig verschlossen, indem der Ductus hermaphroditus gerade so weit ist wie der Cirrus.“ Aus dieser Darstellung geht hervor, dass Fuhrmann diese Verhältnisse nicht verstanden hat.

Meine kurze Schilderung der männlichen Geschlechtsorgane aus dem Jahre 1875 lautete:

„Die männlichen Sexualorgane bestehen aus einer ansehnlichen Anzahl kugeliger Hodenbläschen, welche den hintersten Raum in der Proglottide einnehmen; die Ausführungsgänge vereinigen sich in der Gegend des Keimstocks (Dotterstocks) und bilden am Vorderrande des Gliedes, gegenüber dem Porus, eine Anzahl Windungen, die man als Vas deferens bezeichnen kann, und dieses geht in eine von einer starken Muskelwand gebildete Vesicula seminalis superior über, die zugleich Cirrusbeutel ist, in der das Vas deferens sich ebenfalls vielfach hin und her gewunden verbreitet und etwa die Gestalt einer Trichinenkapsel hat. Der Cirrus ist lang und hat in seinem vorderen Drittel eine mit rückwärts gerichteten Stacheln besetzte Anschwellung; das letzte Drittel ist dünner, und ist das Endstück wieder mit Stacheln besetzt, die aber viel kleiner als die erstgenannten sind.“

Auch heute noch halte ich diese Darstellung Wort für

Wort für richtig, und wenn Fuhrmann sich veranlasst sieht zu sagen, meine Beschreibung der männlichen Geschlechtsorgane, ihre Lage und ihr Bau (soll wohl heissen ihrer Lage und ihres Baues) ist durchaus ungenau und fehlerhaft, so ist das ein Urtheil, welches ich der Kritik des Lesers überlasse.

Der Keimstock (Fig. 21 *k*) liegt fächerförmig ausgebreitet zu beiden Seiten der Proglottide; an der Seite des Cirrusbeutels ist er, da der Raum durch diesen beengt ist, weniger entwickelt; man zählt jederseits 5—7 Strahlen, die von kugelförmigen, 0,013 mm grossen Zellen gebildet werden, welche sich an der Peripherie stärker färben als im Centrum; der stark färbbare Kern misst 0,0021 mm.

Der Dotterstock liegt in der Mittelachse der Glieder nicht weit vom Hinterrande, er ist länglich rund, der grössere Durchmesser ist quer gestellt und die Dotterzellen sind kugelförmig, 0,0039 mm gross, Zelle wie Kern färben sich stark (Fig. 21 *d*). Unmittelbar vor dem Dotterstock liegt die Schalendrüse, die 0,065 mm gross ist; ihre Zellen bleiben nach Anwendung von Borax-Carmin glashell; sie messen 0,0050—0,0078 mm, ihr gut färbbarer, 0,0028 mm Kern ist kugelrund und enthält ein Kernkörperchen.

Die den Samen aufnehmenden Organe sind die Vagina und das Receptaculum seminis, beide werden getrennt durch den merkwürdigen Chitinapparat. Die Vagina (Fig. 21, 30 *v*), welche neben der Wurzel des Cirrus in den Genitalsinus mündet, hat, ebenso wie der Cirrusbeutel, aussen eine Längs- und darunter eine Ringmuskellage, unter dieser ein Endothel; die Längsmuskeln sind aber viel schwächer entwickelt als beim Cirrusbeutel. Merkwürdig sind zwei vom Chitinapparat ausgehende elastische Bänder, welche an die Innenwand treten und wohl zur besseren Befestigung an diesen dienen (Fig. 30 *l*); an ihrer Aussenwand ist die Vagina mit einem mehrschichtigen Drüsenzellenbesatz belegt (Fig. 30 *dr*).

Das Receptaculum seminis, früher Vesicula seminalis inferior genannt, im Gegensatz zu der zum männlichen Geschlechtsapparat gehörigen Vesicula seminalis superior, die jetzt Cirrusbeutel genannt wird, obgleich sie, wenigstens hier, auch Samenblase ist, ist ein Muskelsack, dessen vorderes und äusseres Ende eine wechselnde Lage hat, während das hintere und innere constant

in der Mittellinie und dem Hinterrande der Proglottide etwas näher liegt als dem Vorderrande; demnach ist seine Grösse und Form wechselnd (Fig. 22 *rc*). Der erwähnte Chitinapparat liegt bald vor, bald hinter dem Cirrusbeutel (Fig. 22 *ch*); er ist hantelförmig, jedoch liegt die schmalste Stelle nicht in der Mitte, sondern dem Receptaculum näher; in der Mittelachse verläuft ein Kanal, in dem eine Lamelle liegt, die an der der Vagina genäherten Seite befestigt ist (Fig. 31, 32); das Organ ist 0,036 mm lang und 0,023 mm breit; schon in den ersten Proglottiden hinter dem Scolex wird es sichtbar, anfangs färbt es sich, in reiferen Gliedern nicht mehr, und hat offenbar die Funktion durch die Lamelle das Rückwärtsströmen des Samens von dem Receptaculum in die Vagina zu verhindern.

Fuhrmann sieht statt einer Leiste zwei, die er, da er keine Bewegungen sah, unbeweglich nennt.

Der Uterus erfüllt in den letzten Gliedern den ganzen Raum innerhalb der starken Längsmuskeln; nach hinten tritt er in rundlichen Vorbuchten vor, nach aussen drängen sich Vorwölbungen durch die Parenchym-Längsmuskeln hindurch.

Die zweischaligen Eier sind spindelförmig und 0,065 mm lang und 0,029 mm breit; die äussere Schale hat an den Polen zwei lange Ausläufer (Fig. 34), deren Enden 0,18 mm von einander entfernt sind; die innere, die Oncosphäre umgebende Hülle ist 0,039 mm lang und 0,023 mm breit. Da, wo die Ausläufer wurzeln, liegt unter der äusseren Hülle jederseits ein kernartiges Gebilde mit Kernkörperchen.

Fuhrmann sagt: „Die Eier sind von einer einzigen Schale umgeben und 0,014 mm gross; was hier für die Eier gehalten ist, weiss ich nicht.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI u. XVII.

Fig. 1. Filaria Geotrupis.

Fig. 2—3. Nematodum Clyti; 3. Mitte des Körpers, stärker vergrössert.

Fig. 4—7. Cercaria Monostomi. 4 Redie, 5 deren Mundöffnung von der Scheitelfläche, 6 jüngere, 7 ältere Cercarie.

Fig. 8. Larve von Distomum isoporum. *h* Hoden, *k* Kopfdrüse, *a* deren Ausmündung, *o* Ocellen-Pigment.

Fig. 9. Distomum Phoxini, Larve.

Fig. 10. Distomum Notidobiae, Larve.

Fig. 11—16. Cysticercus Taeniae microstomatos, 11 ganz junges Stadium, 12 mit dunklem Kern, 13 hyaline Zone um denselben, Anlage von Rostellum und Saugnäpfen, 14 ausgebildeter Cysticercus, a Hülle, b umstülpbarer Theil, c Scolex. 15 Rostellum-Haken, 16 3 der 6 Oncosphären-Haken.

Fig. 17—18. Cysticercus Taeniae furcatae, 18 Rostellum-Haken.

Fig. 19—20. Cysticercus Parasilphae, Fig. 20 das Vorderende stärker vergrössert.

Fig. 21—34. Taenia depressa.

Fig. 21. Proglottide im Flächenbild, *g* Genitalsinus, *h* Hoden, *vd* Vas deferens, *cb* Cirrusbeutel, *c* zurückgestülpter Cirrus, *s* Cirrusscheide, *v* Vagina, *ch* Chitinapparat, *rc* Receptaculum seminis, *r* Retractor des Cirrusbeutels, *va* Verschlussapparat, *k* Keimstock, *d* Dotterstock, *sch* Schalendrüse.

Fig. 22. Flächenbild dreier Proglottiden mit den ringwallartigen Vorbuchtungen um den Genitalsinus, mit den Gefässen; die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 21.

Fig 23. Querschnitt durch den breitesten Theil des Genitalsinus an dessen Innenseite, *r* Ringmuskeln, *s* Cirrusscheide.

Fig. 24. Mündung des Genitalsinus.

Fig. 25. Stäbchen an dessen innerer Auskleidung.

Fig. 26. Querschnitt durch den innersten Theil des Cirrusbeutels; *lm* Längsmuskeln, *rm* Ringmuskeln, *vd* Vas deferens, *r* Ausstrahlung des Retractors des Cirrusbeutels.

Fig. 27. Aeusserer Theil des Cirrusbeutels mit zurückgestülptem Cirrus, Bezeichnung wie vorstehend, *p* Prostata, *d* Drüsen, *e* Endothel.

Fig. 28. Querschnitt durch den Cirrus.

Fig. 29. Verschlussapparat im Cirrusbeutel.

Fig. 30. Flächenschnitt durch einen Proglottidenrand mit ringwallartiger Vorbuchtung um den Genitalsinus, *l* Lamellen in der Vagina; *dr* Drüsen an deren Aussenwand, *k* Kranz von Drüsen an dem inneren Ende des Cirrusbeutels.

Fig. 31. Chitinapparat, *vl* Ventillamelle.

Fig. 32. Derselbe im Querschnitt.

Fig. 33. Rostellum-Haken, a einer des kleineren, b einer des grösseren Kranzes.

Fig. 34. Ei.

(Aus dem histologischen Institut der deutschen Universität in Prag.
Vorstand: Prof. Dr. Sigmund Mayer.)

Studien über die Schilddrüse.

II[1]).

Von

Dr. **Alfred Kohn,**
Assistenten am histologischen Institut der deutschen Universität
in Prag.

Hierzu Tafel XVIII.

Im Verlaufe weiterer Untersuchungen über die Schilddrüse, zunächst vornehmlich über die ihr an- und eingelagerten Epithelkörperchen gelangte ich zu einigen neuen Ergebnissen, die ich im Nachfolgenden mittheilen will. Zugleich bietet sich mir hierbei die erwünschte Gelegenheit, zu manchen in der seither erschienenen Literatur über diese Gebilde mitgetheilten Angaben Stellung zu nehmen.

Während meine früheren Untersuchungen sich vorwiegend auf die Schilddrüse der Katze bezogen, beziehen sich die nachfolgenden vorzugsweise auf die Epithelkörperchen des Kaninchens und deren Verhältniss zur Schilddrüse. Da das Kaninchen häufiger als die Katze zu embryologischen und experimentellen Untersuchungen herangezogen wird, wird die Wahl dieses Thieres im Allgemeinen willkommener sein.

Eine genauere Beschreibung des Verhaltens beim erwachsenen Thiere wird namentlich nicht ohne Einfluss auf die entwicklungsgeschichtlichen Anschauungen bleiben können. Bisher pflegte man die Schilddrüse des erwachsenen Thieres als ein durchaus gleichartig gebautes Organ anzusehen. Es war wenig oder gar nicht bekannt, dass derselben gewisse Körperchen an- und bei manchen Thieren auch eingelagert erscheinen. War

1) I. Alfred Kohn, Studien über die Schilddrüse. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 44, 1895, pag. 366—422.

man also vordem geneigt anzunehmen, dass sich diese Körperchen, die man ja selbstverständlich bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen nicht übersehen konnte, etwa zur Carotidendrüse oder zu Schilddrüsen- bez. Thymusgewebe differenziren und im letzteren Falle spurlos in der Hauptmasse dieser Organe aufgehen werden und rechnete man sie demzufolge dieser oder jener zu, so wird man nunmehr diese Befunde und ihre Deutung einer neuerlichen Durchsicht unterziehen müssen, da es sich herausstellt, dass solche Körperchen in ihrem wenig differenzirten Zustande Zeitlebens verharren. Ueberdies gestalten sich die fraglichen Verhältnisse beim Kaninchen so einfach und gesetzmässig, dass hierdurch der Vergleich mit den embryologischen Thatsachen wesentlich erleichtert wird.

Um ein sicheres Urtheil über das Vorkommen der Epithelkörperchen, ihre Zahl und ihr Verhalten zur Schilddrüse zu gewinnen, zerlegte ich entsprechend dem früher [1]) beschriebenen Vorgehen die Schilddrüse entweder allein oder im Zusammenhang mit Trachea-Oesophagus in Serienschnitte, meist in querer, ausserdem aber auch in frontaler und sagittaler Richtung. Dabei ergab sich nicht nur insofern eine Uebereinstimmung mit den an der Katzenschilddrüse ermittelten Verhältnissen, als man auch beim Kaninchen ganz regelmässig ausser dem äusseren Epithelkörperchen noch ein inmitten eines jeden Schilddrüsenlappens gelegenes inneres nachweisen kann, sondern diese Uebereinstimmung erstreckt sich in gleicher Weise auch auf die Beziehungen der Epithelkörperchen zur Schilddrüse, worüber ich im Folgenden ausführlicher berichten werde.

Ausserdem habe ich von Kaninchen auch ältere Embryonen (daneben auch solche von Katzen, Hunden, Ratten) und neugeborene und wenige Wochen alte Thiere zur Untersuchung herangezogen. Bei diesen gelingt es wegen der relativen Kleinheit natürlich leichter, durch fortlaufende Serienschnitte klaren Aufschluss über die numerischen und topischen Verhältnisse der Epithelkörperchen zu gewinnen.

Sowohl die an solchen Embryonen als auch die durch fortgesetzte Untersuchungen an erwachsenen Thieren erhobenen Befunde können mich nur in meiner früheren Auffassung be-

1) Kohn, Studien etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44, pag. 374.

stärken, dass die Epithelkörperchen bei all den untersuchten Säugern constante Organe sind und dass insbesondere auch die inneren Epithelkörperchen bei den Thieren, bei denen sie sich überhaupt finden, constante paarige Gebilde sind.

Ueber das äussere Epithelkörperchen der Kaninchenschilddrüse kann ich mich kurz fassen. Sein regelmässiges Vorkommen wurde bereits von Sandström (15)[1]) festgestellt. Gley (5) fügte der Bestätigung dieser Thatsache genauere Angaben über die Lage, Grösse, den Bau und die vermeintliche Function dieses Körperchens hinzu.

Es ist besonders hervorzuheben, dass dasselbe beim erwachsenen Thiere gewöhnlich in einem viel loseren Zusammenhang mit der Schilddrüse steht, als dies bei den meisten bisher untersuchten Säugethieren der Fall ist. Während bei diesen das äussere Epithelkörperchen der Schilddrüse gewöhnlich so innig angelagert ist, dass es bei vollständiger Herausnahme der letzteren in der Regel mitgenommen wird, liegt es beim Kaninchen meist getrennt von der Thyreoidea, lateral von ihr, an der Carotis communis, in einer Höhe mit dem aboralen Pole des Schilddrüsenlappens, diesen nicht selten caudalwärts noch überragend.

In einzelnen Fällen liegt es aber auch beim Kaninchen der Schilddrüse dichter an, an welche es dann durch lockeres Bindegewebe angeheftet wird.

Ein auffallender Unterschied der relativen Lage von Epithelkörperchen und Schilddrüse wird durch das Alter des Thieres bedingt. Im Allgemeinen liegt das Epithelkörperchen wohl lateral von den Seitenlappen der Schilddrüse an der ventralen, lateralen oder auch dorsalen Fläche der Carotis communis. Aber man findet es bei neugeborenen Kaninchen, wiewohl natürlich Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen vorkommen, doch immer merklich höher (kopfwärts) gelagert, als bei erwachsenen, selbst bis zum oralen Pole der Schilddrüse reichend.

Mag das äussere Epithelkörperchen nun etwas höher oder tiefer liegen, so beobachtet man bei jungen Kaninchen häufig, dass es mit einer dünnen Platte, die sich auf dem Querschnitte

1) Die dem Autornamen beigefügte Zahl verweist auf die ihr entsprechende des Literaturverzeichnisses.

in Form eines dünnen Zapfens darstellt, einen grossen Theil der Carotiswand umspannt (Fig. 1 auf Tafel XVIII). Es erscheint, ich wähle den häufigsten Fall als Beispiel, auf einem Querschnitte die Hauptmasse des Epithelkörperchens ventral und gleichzeitig etwas lateral von der Carotis, und mit einem dünnen Fortsatze, der oft nur aus zwei oder doch nur wenigen durch Septa getrennten Zellbalken gebildet wird, umfasst es lateralwärts mehr als den halben Umkreis der Carotis in einem mit diesem concentrischen Halbkreise, um dorsal von der Carotis wieder mächtiger anzuschwellen.

Auch was oben über die Lage des äusseren Epithelkörperchens in verschiedenen Höhenzonen der Schilddrüse gesagt wurde, bedarf einer Ergänzung. Wenn es dort heisst, dass das Epithelkörperchen bei neugeborenen Kaninchen relativ höher (kopfwärts) liegt als bei erwachsenen, so bezieht sich dies nur auf das Epithelkörperchen, soweit es als solches d. h. als ein compactes Knötchen erscheint. Aber als ganz dünner, gewöhnlich von einer einzigen um ein achsiales Bindegewebsseptum radiär angeordneten Zellage gebildeter Strang setzt es sich bei jungen Thieren noch lange distalwärts längs der Carotis fort bis in die Niveaulinie des aboralen Poles der Schilddrüse und noch darüber hinaus (Fig. 4 auf Taf. XVIII). So zog bei einem zwei Monate alten Kaninchen ein solcher dünner Zellstrang, der nachweisbar die directe Fortsetzung des äusseren Epithelkörperchens bildete, noch weit über das aborale Ende der Schilddrüse hinaus ventrolateral von der Carotis fort. Wie weit er reichte, kann ich nicht angeben, da er in den letzten Schnitten meiner Serie noch immer sichtbar war. Bei der innigen Beziehung zwischen Epithelkörperchen und Thymusgewebe, die ich schon in meiner früheren Arbeit besprach und auf die ich auch in der vorliegenden noch kurz zurückkomme, wäre es nicht undenkbar, dass solche Fortsätze bis an die Thymus reichen könnten. An manchen Stellen wird der Fortsatz mächtiger, dadurch dass die Zahl der Zellbalken eine grössere wird, und häufig wird er zu einem Gange, zu einem ganz ansehnlichen von cubischem Epithel ausgekleideten, einem Ausführungsgange ähnlichen Hohlraume. Querschnitte durch die Halsregion eines neugeborenen Kaninchens, die etwa durch die distale Hälfte der Schilddrüse gehen, können dann das überraschende Bild eines von cubischem

oder cylindrischem Epithel ausgekleideten ziemlich weiten Ganges an der Carotis darbieten, dessen Herkunft ganz unklar wäre, wenn nicht die Untersuchung an Serienschnitten seinen Zusammenhang mit dem Epithelkörperchen darlegte (s. Fig. 3 auf Taf. XVIII). Von solchen Hohlräumen, die mit den Epithelkörperchen in Verbindung stehen, wird noch die Rede sein.

Nach seiner Grösse (die Länge beträgt ungefähr 5 mm, die Breite 1—2 mm) und (spindelförmigen) Form lässt sich das äussere Epithelkörperchen der Kaninchenschilddrüse allenfalls mit einem Roggenkorne vergleichen. Bei neugeborenen Thieren ist seine Grösse im Verhältniss zur Schilddrüse bedeutender als bei erwachsenen. Sein Querdurchmesser bleibt allerdings immer beträchtlich hinter dem der Thyreoidea zurück; aber an Längenausdehnung, namentlich wenn man die oben erwähnten dünnen Fortsätze nicht unberücksichtigt lässt, steht es ihr in vielen Fällen nicht merklich nach. Anders beim erwachsenen Thiere. Bei diesem erscheint das Epithelkörperchen als ein, in allen Dimensionen der Schilddrüse wesentlich nachstehendes, kleines Knötchen. Es bleibt also in seinem relativen Wachsthume während der Entwicklung zurück.

Seine Farbe ist bräunlich, bald mehr ins Röthliche, bald mehr ins Gelbliche hinüberspielend. Sein Bau entspricht dem netzartigen Typus, wie ich ihn in meiner früheren Darstellung beschrieben habe; die Septa, welche die Epithelbalken trennen, sind meist sehr schmal. Hier und da kommt es auch, besonders bei jungen Thieren, zu einer Art Läppchenbildung. Wenn dann zwei solcher Läppchen nur durch schmale Gewebsbrücken zusammenhängen, wird man unter den Schnitten auch auf Bilder stossen müssen, wo das Verbindungsstück nicht in den Schnitt fiel und man scheinbar zwei Epithelkörperchen vor sich hat. Fortlaufende Serienschnitte berichtigen diesen Irrthum.

Man wird nach meinen Erfahrungen überhaupt gut daran thun, in der Beurtheilung der Zahl der Epithelkörperchen nach einzelnen Schnitten oder nach den makroskopisch wahrnehmbaren Verhältnissen vorsichtig zu sein. Bei jungen Thieren gelingt es in der Regel, Verbindungsstränge oder -gänge zwischen den scheinbar getrennt gelegenen Körperchen aufzufinden, durch die sie zu einem einheitlichen Organ

vereinigt werden. Auch bei einem ungefähr zwei Monate alten Kaninchen waren solche Epithelstränge noch deutlich erhalten (s. Fig. 2 auf Taf. XVIII). Sie zogen von dem (auf der Zeichnung zur Hälfte dargestellten) lateral von der Carotis gelegenen (äusseren) Epithelkörperchen zu einem dorsal von diesem Gefässe befindlichen zweiten kleineren Epithelkörperchen (das nicht mehr in den gezeichneten Schnitt fiel). Ich halte es für wichtig, diesen Zusammenhang isolirter Epithelkörperchen hervorzuheben, weil dadurch die Auffassung des äusseren Epithelkörperchens als eines einheitlichen Organs gestützt wird, während sonst in der gelegentlich auftretenden Mehrzahl solcher Gebilde ein Merkmal für das von mancher Seite behauptete „Zufällige", „Accessorische" des Epithelkörperchens gefunden werden könnte.

Die Zellen der netzartig zusammenhängenden Balken tragen den Charakter polygonaler Epithelzellen; die dem Bindegewebe unmittelbar aufsitzenden Zellen sind, besonders ausgesprochen bei jungen Thieren, cylindrisch und senkrecht zur Verlaufsrichtung der Kapsel und Septa gestellt. In den Septen verlaufen die Gefässe. Die Capillaren unterscheiden sich in ihrer Weite nicht von denen anderer Organe; auffallend weite oder gar lacunäre Capillargefässe, die Schaper (16) in den Epithelkörperchen von Schafen fand, habe ich beim Kaninchen nicht gesehen.

Hohlräume, von Epithel ausgekleidet, fand ich häufiger und relativ ansehnlicher in den Epithelkörperchen der jungen als der erwachsenen Kaninchen. Ihre Auskleidung ist eine verschiedene, gewöhnlich einschichtiges cubisches oder cylindrisches Epithel, seltener ein- oder mehrschichtiges Plattenepithel. Das Lumen dieser Hohlräume schwankt innerhalb ziemlich weiter Grenzen; ein Inhalt war in vielen Fällen nicht nachweisbar, in anderen stellte er sich als feinkörniges oder feinmaschiges, farbloses Gerinnsel dar, dem oft Zellen und Zellfragmente beigemengt waren.

Konnte bei der dichten Anlagerung des äusseren Epithelkörperchens an die Schilddrüse, die bei so vielen anderen Thieren zu beobachten ist, die Vermuthung platzgreifen, dass aus dem Epithelkörperchen sich nach dem Maasse des Bedarfes successive echtes Schilddrüsengewebe entwickele, so wird eine derartige Annahme bei der bedeutenden räumlichen Entfernung zwischen Epithelkörperchen und Schilddrüse des Kaninchens ganz unwahr-

scheinlich. Gerade beim Kaninchen, wo das Epithelkörperchen so leicht isolirt zu untersuchen ist, kann man unzweifelhaft feststellen, dass es keine Weiterentwicklung erfährt, dass der geschilderte Bau ein bleibender ist. Wenn das äussere Epithelkörperchen analog dem bei anderen Thieren regelmässig zu beobachtenden Verhalten auch beim Kaninchen ein oder das andere Mal der Schilddrüse nahe anliegt, so kommt es auch hier, allerdings nur in Ausnahmsfällen, vor, wie ich dies schon früher (von Katze und Ratte) beschrieben habe, dass das Epithelkörperchen durch einen Epithelstrang mit dem Schilddrüsengewebe in directen epithelialen Zusammenhang tritt, ohne dass jedoch hierdurch im übrigen irgend eine Verschiedenheit von dem sonstigen Verhalten des Epithelkörperchens bedingt würde.

Es liegt also für mich nach alledem kein Grund vor, meine frühere Annahme, dass die äusseren Epithelkörperchen der Schilddrüse als solche, d. h. ohne sich nach irgend einer Richtung hin specifisch weiter zu differenziren, constante, paarige Organe sind, nicht in vollem Umfange aufrecht zu erhalten.

Die Bezeichnung dieses Organs als eines äusseren Epithelkörperchens der Schilddrüse mag vielleicht gerade beim Kaninchen, wo es doch zumeist ausser Zusammenhang mit der Schilddrüse steht, nicht besonders zutreffend erscheinen. In Ermangelung einer besseren bleibe ich ihr vorläufig treu in der Hoffnung, dass es der entwicklungsgeschichtlichen Forschung gelingen wird, zugleich mit der wünschenswerthen Aufklärung über die Genese dieser Organe auch einen zutreffenderen Namen für dieselben zu erbringen. Unanfechtbare Ergebnisse über das endliche Schicksal der sogenannten epithelialen Carotidendrüsen — und seitlichen Schilddrüsenanlagen [1]) werden wohl zu diesem Resultate führen.

Ausser dem äusseren Epithelkörperchen besitzt das Kaninchen inmitten jedes seiner Schilddrüsenlappen noch ein zweites, dem ersteren ähnlich gebautes Gebilde — das innere Epithelkörperchen der Schilddrüse. Das Vorkommen eines inneren Epithelkörperchens in der Schilddrüse des Kanin-

1) S. Seite 423.

chens wurde von mir schon in meiner früheren Untersuchung erwähnt. Ich hielt mich damals, da sich meine Erfahrungen nur auf wenig Exemplare erstreckten, noch nicht für berechtigt, das regelmässige Vorkommen desselben zu behaupten, so nahe auch die Analogisirung mit den in der Katzenschilddrüse gefundenen Thatsachen lag. Nun aber kann ich mit Rücksicht auf das reiche, mir vorliegende Material sagen, dass ebenso wie bei der Katze auch beim erwachsenen Kaninchen das innere Epithelkörperchen der Schilddrüse als ein regelmässiges Vorkommniss, als ein constantes, paariges Organ zu betrachten ist.

Auch Nicolas (12) erwähnt in einer kurzen Notiz[1]) über die Epithelkörperchen bei den Fledermäusen, dass er einmal auch ein inneres Epithelkörperchen beim Kaninchen beobachtet habe: . . . „chez le lapin j'ai observé une fois, indépendamment de la glandule, bien connue maintenant, située à sa place habituelle au dehors et sur la face externe du lobe de la thyroïde, une deuxième glandule possédant la même structure que la première, entièrement enchâssée dans la glande thyroïde et dans la région antérieure de celle-ci."

Ebensowenig ist ein Zweifel darüber möglich, dass die von F. Capobianco (3) bei der Untersuchung einer Kaninchenschilddrüse beobachteten „cumuli di parenchima non completamente sviluppato" mit dem inneren Epithelkörperchen identisch sind.

Das innere Epithelkörperchen lässt sich unschwer in der Kaninchenschilddrüse nachweisen. Es ist aber, in Uebereinstimmung mit dem von mir bei der Katze beschriebenen Verhalten, nicht so scharf gegen seine Umgebung abgegrenzt wie das äussere. Während dieses überhaupt nicht mit der Schilddrüse zusammenhängt, kann man in jedem einzelnen Falle continuirliche Uebergänge aus dem Gewebe des inneren Epithelkörperchens in das der Schilddrüse nachweisen. Die Hauptmasse desselben behält allerdings die typische Structur des Epithelkörperchens bei, aber an der Peripherie geht es in grösserer oder geringerer Ausdehnung ohne nach-

1) Ich bedauere sehr, die Arbeit von Nicolas, deren nachträgliche Kenntniss ich der Freundlichkeit des Autors verdanke, nicht schon zur Zeit meiner früheren Publikation gekannt zu haben.

weisbare Abgrenzung unvermittelt in Schilddrüsengewebe über. Trotzdem ist die Aufstellung eines inneren Epithelkörperchens durchaus kein willkürliches Herausgreifen irgend eines unvollkommen differenzirten Läppchens im Inneren der Schilddrüse.

Durch viele Schnitte erscheint es als ein von concentrisch mit seiner Oberfläche angeordnetem Bindegewebe, welches auf diese Weise eine Art Kapsel bildet, sehr deutlich gegen das umgebende Schilddrüsengewebe abgegrenztes Körperchen (s. Fig. 7 auf Tafel XVIII).

So lange dies der Fall ist, wird es auf jedermann den Eindruck eines eigenartigen Organs innerhalb der Schilddrüse machen. Aber seine typische Lage, seine enge Beziehung zu einem sehr auffälligen Nachbargebilde, einem weiten Hohlraume inmitten der Schilddrüsenlappen, sein grossentheils doch immer deutlich ausgeprägter, typischer, von dem der entwickelten Schilddrüse grundverschiedener Bau ermöglichen es, seine Sonderstellung unter allen Umständen unbedenklich aufrecht zu erhalten, mag es in noch so ausgedehntem Maasse in directen Zusammenhang mit dem Schilddrüsengewebe treten oder, wie bei neugeborenen Kaninchen, wegen der geringeren Differenzirung der Schilddrüse selbst, noch lange nicht so scharf gegen diese abstechen, wie beim erwachsenen Thiere. Bei diesem macht die Auffindung desselben gar keine Schwierigkeit. Da findet man es in einem grösseren Bindegewebslager, zum Theile gut von der Umgebung abgegrenzt und ebenso wie bei der Katze nur stellenweise mit schmäleren und breiteren Sprossen in Schilddrüsengewebe übergehend.

Wenn daher Schaper (16) den Befund von colloidhaltigen Bläschen im inneren Epithelkörperchen als etwas Neues und meinen Ansichten Widersprechendes hinstellt, so möchte ich dem gegenüber folgendes zu bedenken geben. Da ich schon in meiner früheren Arbeit davon sprach und Abbildungen dafür als Belege brachte (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44, Taf. 24, Fig. 7 u. 8), dass die inneren Epithelkörperchen durch einzelne Fortsätze mit der Schilddrüse zusammenhängen und diese Verbindung ausserdem so beschrieb, dass in dem sich verbreiternden Fortsatze des Epithelkörperchens, der die Continuität mit dem Gewebe der Thyreoidea herstellt, Schilddrüsenbläschen auftreten (S. 396), so ist es wohl reine Auffassungssache, diese Bläschen

noch dem inneren Epithelkörperchen oder der Schilddrüse zuzurechnen. An der Thatsache, dass auch das innere Epithelkörperchen als solches persistirt, wird dadurch nichts geändert.

Sein Bau ist der für die Epithelkörperchen charakteristische. Schmale Zellbalken, in verschiedenen Richtungen verlaufend und vielfach mit einander zusammenhängend, durch gefässführende Bindegewebssepta von einander getrennt, verleihen ihm sein typisches Aussehen. Karyokinesen in den Epithelzellen der Zellstränge weisen auf ein noch fortschreitendes Wachsthum hin.

Das innere Epithelkörperchen gewinnt, so vermuthe ich wenigstens, eine besondere Bedeutung durch seine Beziehung zu einem benachbarten Gebilde, einem weiten, durch viele Schnitte zu verfolgenden, sackartigen Gang, der nicht nur an und für sich, sondern insbesondere auch wegen seiner eigenthümlichen Auskleidung und seines Verhältnisses zur Schilddrüse und deren innerem Epithelkörperchen bemerkenswerth erscheint.

Es findet sich nämlich innerhalb eines jeden der beiden Seitenlappen einer Kaninchenschilddrüse — bei keinem der untersuchten Exemplare wurde er vermisst — ein weiter gangartiger, von Epithel ausgekleideter Hohlraum, der dem Beobachter sofort den Vergleich mit einem Ausführungsgange nahe legt. Ich werde weiter unten den Bau dieses Ganges nach Untersuchungen in Längs- und Querschnittsserien beschreiben und zunächst in der Literatur nach einem analogen Befunde Umschau halten.

Ein derartiges Gebilde, in der Schilddrüse des erwachsenen Thieres gelegen, finde ich bislang überhaupt nicht erwähnt. Die einzigen Angaben, die sich den folgenden anreihen liessen, beziehen sich auf Reste des tractus (ductus) thyreoglossus, die aber nicht innerhalb der Seitenlappen der Schilddrüse, sondern nur als mediane, meist unpaarige Gebilde beobachtet wurden. Dagegen habe ich selbst in meiner früheren Untersuchung eines solchen Ganges in der Katzenschilddrüse Erwähnung gethan. Dort heisst es: „Der vorderen Fläche des (inneren) Epithelkörperchens angelagert findet sich eine unbedeutende Gruppe von Lymphkörperchen, die einerseits an ein paar Fettzellen angrenzen, andererseits einem weiten, cystenartigen, mit

niedrigem Epithel ausgekleideten Hohlraume anliegen, der selbst wieder mit dem Schilddrüsengewebe in Contact steht". Vielleicht lagen auch Andersson's (22) Beobachtung von gangartigen, mit Flimmerepithel ausgekleideten Hohlräumen in den Schilddrüsen zweier vierzehn Tage alten Kätzchen dieselben Bildungen zugrunde.

Sonst finde ich eine gangartige Bildung nur noch in der Schilddrüse von Embryonen u. z. des Rindes und Schweines durch Wölfler (19) und des Schafes durch Prenant (14) beschrieben.

Wölfler sagt darüber folgendes:

„Er (der „primäre Drüsenspalt") ist nicht in die Drüsenmasse aufgegangen, auch bildete sich aus ihm keine Epithelblase (Remak); er war vielmehr stets[1]) als centraler, von hohem Cylinderepithel begrenzter Spaltraum erhalten geblieben; wir fanden denselben bei 20 mm langen Schweinsembryonen, dann bei $1^{1}/_{2}$ cm langen Kalbsembryonen als S-förmigen Spalt, und finden ihn immer wieder bei 4—6 cm langen Kalbsembryonen; bei letzteren in der Mitte jedes Lappens als einen sehr scharf begrenzten, im Querschnitte halbmondförmigen Spalt, dessen Länge 0,17 mm und dessen Breite 8 μ betrug."

An einer späteren Stelle finden sich bei demselben Autor nachstehende Angaben:

„Wir haben schon früher betont, dass der primäre Drüsenspalt, der von hohem Cylinderepithel begrenzte Rest der früheren Schlundspalte, noch bei einer von einem 6 cm langen Kalbsembryo stammenden Schilddrüse als ein senkrecht von oben nach abwärts verlaufender Kanal in beiden Drüsenlappen erhalten war; bei einem 10 cm langen, gut injicirten Kalbsembryo fanden sich in dieser Hinsicht folgende Veränderungen: Im Centrum der 2,5 mm langen und 1,5 mm breiten Drüsenlappen erhoben sich vier starke Gefässstämme, in der Peripherie des früheren Drüsenspaltes. In dem von ihnen eingeschlossenen Raume lag eine Epithelmasse, welche schon mit der Loupe wegen ihrer genauen Abgrenzung und stärkeren Färbung von der Umgebung sich abhob. Diese Drüsenmasse sandte von ihrer Peripherie aus

1) D. h. während der Entwicklung der primären Drüsencylinder, also bis zum Beginn der lacunären Vascularisation.

zwischen die grossen Gefässstämme cylindrische Fortsätze, sowie es die ursprüngliche Anlage der Schilddrüse that; diese Fortsätze treiben wieder Sprossen, wie man sie nur bei den primären Epithelcylindern sehen konnte; ein solcher Sprossen treibender Epithelcylinder ist in Fig. 32 Taf. VI abgebildet. Derselbe ist von jenen breiten und parallel verlaufenden Gefässschleifen umgeben, welche direct von den grossen Stämmen abgesendet werden; auf anderen Querschnitten trifft man an derselben Stelle Epithelzapfen oder Epithelkugeln. Es ist wohl nicht zu zweifeln, dass diese proliferirende Epithelmasse direct aus dem Epithel des primären Drüsenspaltes hervorgegangen ist. Diese spät entwickelten Keimcylinder theilen jedoch nicht mehr das Schicksal ihrer Vorgänger, da die lacunäre Vascularisation schon längst vorüber ist; sie werden direct (25 cm langer Kalbsembryo) von Gefässnetzen überzogen (Fig. 33) und bilden später noch ein Aggregat von abgegrenzten, soliden Epithelkugeln; ob aus ihnen Epithelblasen werden, konnte ich nicht weiter beobachten; auch konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln, ob auch in der Schilddrüse des Menschen eine solche späte Entwicklung der Keimepithelien stattfinde. Mit der Entwicklung dieser soliden Keimcylinder steht wohl in innigem Zusammenhang der Umstand, dass man auch bei ausgewachsenen Kühen lange, Sprossen treibende und vielfach verzweigte Epithelcylinder finden kann; man erkennt sie sofort an ihrem hohen Cylinderepithel, ihrer starken Tingirung und an ihrer deutlichen Abgrenzung vom umliegenden Drüsengewebe durch Bindegewebshüllen.

Es wird wohl auch für diese interessanten und für die Pathologie der Schilddrüse nicht unwichtigen Gebilde angenommen werden müssen, dass sie gleich den aus dem primären Drüsenspalte entstandenen Cylindern aus Keimepithel hervorgegangen seien."

Ich habe diese Stellen aus Wölfler's bekannter Arbeit (19) im Wortlaute hier eingefügt, um eine objective Vergleichung unserer Befunde zu ermöglichen. Es liegt für mich nahe, zwischen Gang + innerem Epithelköperchen, die ich bei erwachsenen Kaninchen regelmässig finde und dem „primären Drüsenspalt" + benachbarter „Epithelmasse", die Wölfler bei Rindsembryonen fand, eine vollständige Analogie anzunehmen, die mir wichtig erscheint für die Auffassung dieser Gebilde.

Aus demselben Grunde theile ich Prenant's hierher gehörige Ausführungen wörtlich mit. Dieser Autor konnte bei Schafembryonen bis zu einem gewissen Alter einen „Centralcanal der Schilddrüse“ beobachten, den er auf die seitliche Schilddrüsenanlage zurückführen konnte.

Prenant (14) sagt: „La quatrième poche branchiale entodermique est formée de deux branches, une externe et une interne; celle-ci, qui est en quelque sorte un diverticule de la poche proprement dite, se prolonge et se dilate en une vésicule piriforme, qui est l'ébauche thyroïdienne latérale . . . Dans la suite du développement, l'ébauche thyroïdienne latérale, longtemps reconnaissable par sa paroi épithéliale au sein de la thyroïde déjà volumineuse, se transforme en une cavité anfractueuse, prolongée en tous sens par de profonds diverticules (canal central de la thyroïde). La paroi de cette cavité est formée par un épithélium d'abord stratifié, puis simple, les cellules superficielles ayant disparu après avoir éprouvé une transformation semblable à celle qui frappe les assises internes de l'épithélium oesophagien. Cette paroi produit autour d'elle un tissu dense d'aspect cellulaire et réticulé, qui plus tard disparaît. Il m'est impossible de trancher la question de savoir si le rudiment latéral bourgeonne pour donner des cordons ou lobules qui se mêlent ou s'anastomosent avec ceux de la thyroïde médiane et se transformeront ultérieurement en vésicules thyroïdiennes, ou bien si les lobules de l'ébauche médiane ne font que se souder au tissu de la thyroïde latérale“.

Bei Schafembryonen von 30—40 cm fand Prenant keine Spur eines solchen „Centralkanals der Schilddrüse“ mehr: „Je n'y ai plus retrouvé, sur des coupes sériées, le canal central de la thyroïde, reste de la thyroïde latérale. Toute trace de cette dernière formation ayant disparu, l'étude de ces embryons ne présentait plus pour moi d'intérêt . . .“

In sehr bemerkenswerther Weise äussert sich Prenant über die Bedeutung dieses „Centralcanals“, weshalb ich mir auch noch diese Stelle aus seiner Arbeit (pag. 169) hierherzusetzen erlaube. Er fasst denselben nämlich als einen secundären Ausführungsgang der Schilddrüse auf und stellt dies folgendermaassen dar:

„La poche branchiale qui fournit la thyroïde latérale

échappe à la destinée qui entraîne les autres poches dans la formation thymique, pour en suivre une autre. Elle ne subit pas de transformation lymphoïde, mais elle forme une vésicule lobée et prolongée en diverticules acineux, qui se réunit ou non, suivant le cas, à la tyroïde médiane . . . . . .

Chez les mammifères, en effet, la tyroïde latérale, qui, grâce à la diminution numérique des fentes branchiales et au raccourcissement de la région branchiale, prend naissance sur la quatrième poche entodermique, s'est trouvée reportée très en avant, au voisinage de la thyroïde médiane. En elle, la thyroïde des mammifères a ainsi trouvé secondairement un canal excréteur pharyngien latéral pair, d'origine branchiale. Ce canal ne fonctionne d'ailleurs pas plus que le canal excréteur médian, impair, plus ancien que lui, et méritant le nom de conduit primaire . . . . L'état histologique de la thyroïde latérale, qui en quelque groupe de vértebrés que nous la considérions, et spécialement chez les mammifères, est une vésicule ramifiée, incapable d'une production colloïde comparable à celle qui caractérise chez tous les gnathostomes la glande thyroïde, vient à l'appui de l'interprétation phylogénétique de la thyroïde latérale comme canal excréteur de la thyroïde médiane. Du reste, l'accolement d'un canal épithélial à une glande n'a pas d'autre explication plausible."

Dieser Literaturschau, der sich auch noch die Angaben Simon's (18) über den Centralcanal der Schilddrüse bei Schweineembryonen anreihen, lasse ich nun meine eigenen Beobachtungen folgen.

Ein weiter, gangartiger, aber blind abgeschlossener, von dem übrigen Schilddrüsengewebe sehr auffallend verschiedener Hohlraum ist in der Schilddrüse des Kaninchens in jedem einzelnen Falle nachzuweisen. Er liegt in den mittleren Abschnitten der Schilddrüse, ringsum von deren Gewebe eingeschlossen. Bei Neugeborenen liegt er mehr medianwärts, noch weiter medianwärts bei älteren Kaninchenembryonen, so dass man den Eindruck gewinnt, dass er von der medianen Seite her in die Schilddrüse eingedrungen und später von dieser umwachsen worden sei. Auf Querschnitten liegt er bei jungen Thieren ungefähr in einer Linie, die man sich als Fortsetzung der Bindegewebsscheide zwischen Trachea und Oesophagus durch die Schilddrüse hindurchgehend denken mag. Dieser Gang hat beim neugeborenen

Kaninchen eine viel geringere Ausdehnung als beim erwachsenen. Seine Ausdehnung nach den verschiedenen Dimensionen variirt überhaupt; im Allgemeinen ist er bei jungen Thieren spaltförmig, bei alten cystenförmig und nach allen Richtungen weit ausgedehnt. Im letzteren Falle gibt er auf Durchschnitten, mögen sie in welcher Richtung immer geführt sein, ein so auffallendes Bild, dass er sicherlich keinem Untersucher entgehen wird. Leichter könnte er bei jungen Thieren übersehen werden, weil er sich bei diesen nur als schmaler Spalt, allerdings von eigenthümlicher Auskleidung und eigenartigem Inhalt, zwischen den Drüsenbläschen hinzieht. Es kommen aber auch bei jungen Thieren, wenn auch seltener, annähernd kreisförmige Querschnittsformen vor, jedoch immer von weit geringerem Durchmesser als in späteren Stadien.

Dieser Hohlraum besitzt vielfache Ausstülpungen, Divertikel und wird dadurch einem grösseren Drüsenausführungsgange einigermaassen ähnlich. Infolge der Abzweigung solcher kleinerer Seitengänge kann man oft an Durchschnitten neben dem Hauptgange kleinere getrennt gelegene Gänge treffen, von deren Zusammenhang man sich leicht an Serienschnitten überzeugen kann.

Sehr eigenartig ist die Auskleidung dieses Hohlraumes. Sie ist eine unzweifelhaft epitheliale, trägt aber keinen einheitlichen Charakter. Das Epithel ist ein- oder mehrschichtig, cylindrisch oder cubisch, platt bis flach endothelartig, und alle diese verschiedenen Epithelformationen kommen in der Wand eines und desselben Ganges vor, ja sogar schon auf einem einzigen Querschnitt durch denselben wechseln die verschiedenartigsten Epithelien in bunter Folge (Fig. 9 auf Taf. XVIII).

Bei jüngeren Thieren insbesondere weist die epitheliale Auskleidung des Ganges allerdings manchmal auch einen mehr einheitlichen Typus auf, aber im Allgemeinen, und besonders bei erwachsenen Kaninchen, ist die Mannigfaltigkeit des Epithels der häufigere Befund. Bei jüngeren Individuen scheint ferner geschichtetes Epithel, gewöhnlich zweischichtiges Pflasterepithel, bei älteren einschichtiges mit niedrigen oder ganz flachen Zellen vorzuherrschen. Hohe flimmertragende Cylinderepithelzellen fand ich sowohl bei neugeborenen, als auch bei erwachsenen Thieren. Namentlich die oben erwähnten Divertikel,

enge Ausstülpungen im Umkreise des Ganges, sind oft von hochcylindrischem Flimmerepithel ausgekleidet.

In Uebereinstimmung mit der oben angeführten Thatsache, dass die Dimensionen des Ganges mit dem Wachsthum des Thieres zunehmen, findet man in frühen Stadien nicht selten in mitotischer Theilung begriffene Zellen. Ein gewisser Antheil an der Erweiterung wird auch der mit dem Alter unzweifelhaft fortschreitenden Abplattung der Zellen zuzuschreiben sein.

Neben den Zeichen der Zellvermehrung treten, selbst schon in sehr frühen Stadien, Anzeichen eines stetigen Zellunterganges auf. Viele von den Zellen tragen Degenerationszeichen, besonders in Form zusammengeballter Chromatinkügelchen, sogenannter tingibler Körper; der Zellleib ist vielfach blass und vergrössert, der Kern scharf begrenzt und schlecht färbbar geworden, und einige Zellen ragen ins Lumen vor, als wären sie im Begriffe, den Zusammenhang mit dem übrigen Epithel aufzugeben. In dieser Auffassung wird man durch die Untersuchung des Inhaltes der Hohlräume bestärkt. Dieser besteht aus Zellen, Zellfragmenten, Kernen und stark gefärbten Kernpartikeln, die man wohl mit Sicherheit als Reste abgestossener Epithelzellen deuten kann. Ausser diesen Zellresten konnte ich oft noch ein zu feinen Netzen angeordnetes, farbloses Gerinnsel, grössere und kleinere, ganz ungefärbte oder schwach gefärbte homogene Schollen, mit eingesprengten Kernen oder ohne Kerne, als Inhalt nachweisen.

Nach allem, was ich gesehen, möchte ich diesen Gang in Beziehung zu dem inneren Epithelkörperchen bringen. Dieses liegt nämlich immer in unmittelbarer Nähe desselben, und wenn man das Verhalten beider zueinander an Serienschnitten verfolgt, wird man sicherlich immer Belege dafür finden, dass das Epithel des inneren Epithelkörperchens mit dem des Ganges in continuirlichem Zusammenhange steht. Dieser Zusammenhang bekundet sich mitunter sehr deutlich in der Weise, dass das innere Epithelkörperchen an einem aus dem Gange hervortretenden Epithelzapfen wie an einem Stiele aufgehängt erscheint (Fig. 11 auf Taf. XVIII). Sehr auffallend tritt die innige Beziehung zwischen beiden auch dann hervor, wenn das innere Epithel-

körperchen dem verschmälerten Ende des Ganges anliegt. So sah ich in einem solchen Falle beide dicht aneinander gelagert, und das Epithel des Ganges setzte sich ohne Unterbrechung in das des inneren Epithelkörperchens fort. Als sich nun aber in den weiteren Schnitten der Gang, sich seinem Ende nähernd, rasch verschmälerte, wogegen das Epithelkörperchen noch immer eine ansehnliche Ausdehnung beibehielt, erschien dieses nicht mehr als ein Anhängsel des ersteren, sondern man hatte den gegentheiligen Eindruck. Schliesslich war das verschmälerte Ende des Ganges derart von Epithelkörperchengewebe umschlossen, dass er ohne die Untersuchung der ganzen Folge der Schnitte für ein Bläschen des inneren Epithelkörperchens hätte gehalten werden können.

Das innere Epithelkörperchen selbst behält in seinem, dem Gange zugekehrten Abschnitte seinen typischen Bau, sonst aber geht es, wie bereits erwähnt, vielfach continuirlich in Schilddrüsengewebe über. Dazu kommt, und die Abbildung (s. Fig. 12 auf Taf. XVIII) veranschaulicht dieses Verhalten, dass das benachbarte Schilddrüsengewebe bei jungen Thieren deutlich in radiären Läppchen um diesen Gang herum angeordnet erscheint. An Querschnitten stellt sich dies in der Weise dar, dass die Läppchen im Umkreise des Ganges mit dünnen Anfangsstücken beginnen und, sich kolbenförmig verbreiternd, gegen die Peripherie des Schilddrüsenquerschnittes ziehen. Durch diese Gruppirung gewinnt das Bild eine überraschende Aehnlichkeit mit jenem, das ein Schnitt aus einer typischen Drüse, z. B. einer Speicheldrüse, darbieten würde. Verstärkt wird dieser Eindruck noch dadurch, dass kleine Seitenzweige des Ganges zu einzelnen Drüsenläppchen hinziehen, wie dies in Fig. 12 auf Taf. XVIII naturgetreu dargestellt ist. Es sieht so aus, als wäre der Gang das Centrum, der Ausgangspunkt für die umliegenden Formationen gewesen. Davon will ich später noch sprechen.

Das innere Epithelkörperchen hängt, wie oben gesagt, ebenfalls mit dem Gange zusammen und zwar meist in der Weise, dass sich das Epithel des Ganges ununterbrochen in das des Epithelkörperchens fortsetzt. Es kann nun vorkommen, dass ausser dem inneren Epithelkörperchen noch einmal (öfter als einmal habe ich es nicht beobachtet) an einer anderen Stelle des

Ganges wieder ein kleines Knötchen auftritt, das dieselbe Structur und dasselbe Verhalten wie das eigentliche Epithelkörperchen zeigt. Dieses Gebilde ist nie so bedeutend, dass man von einer Mehrzahl innerer Epithelkörperchen sprechen könnte; überdies wird ja durch den Gang eine Continuität beider vermittelt, durch ihn wird eine Verbindung beider hergestellt, beide werden gleichsam zu einem durch einen epithelialen Gang verbundenen, einheitlichen Epithelkörperchen vereinigt.

Aus diesen Beobachtungen und einigen noch mitzutheilenden Erwägungen entsprang für mich die Versuchung, der Meinung Ausdruck zu geben, dass vielleicht das Epithel dieses Ganges mit dem inneren Epithelkörperchen und den umliegenden Schilddrüsenläppchen in genetischen Zusammenhang gebracht werden dürfte oder in anderen Worten, dass dieser Gang als das Rudiment einer inneren Kiemenfurche bez. eines Divertikels derselben aufzufassen wäre, dem ein Antheil an dem Aufbau der Schilddrüse zukäme.

Wiewohl ich mir vollständig klar darüber bin, dass nur der positive Befund, den die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zu erbringen hat, hier entscheidend sein kann, wagte ich es doch, diese hypothetische Auffassung, mit aller Reserve natürlich, vorzubringen, weil damit doch wenigstens ein Fingerzeig für weitere Nachforschung gegeben wird, die dann mit Bestimmtheit bestätigen oder verwerfen wird. Einigermaassen glaube ich aber dennoch, meine Ansicht stützen zu können: Der Gang trägt ein deutlich embryonales oder vielleicht richtiger rudimentäres Gepräge. Dieses wird ihm durch die Beschaffenheit seines Epithels aufgedrückt. Seine epitheliale Auskleidung erscheint wie ein Flickwerk, dessen einzelne Flecken aus verschiedenen Zeiten stammen. Ursprünglich war vielleicht ein geschichtetes Pflasterepithel, ähnlich dem des Oesophagus, vorhanden. Dieses differenzirte sich, wenigstens stellenweise, zu flimmertragenden Cylinderzellen, und Pflasterzellen wie Cylinderzellen verfallen grossentheils der Zerstörung und Abbröckelung, und es bleibt vielfach nur ein einschichtiges kubisches Epithel zurück, das schliesslich mit der Ausweitung des Ganges zu flachen, endothelartigen Schüppchen wird. Aus allen diesen Phasen bleiben Spuren in dem mannigfaltigen Epithel erhalten, das um so bunter zusammengewürfelt erscheint, je älter das Thier ist. Ferner wurden auch

von anderen Untersuchern jene Gänge, die sie in der Schilddrüse — allerdings nur in der embryonalen — auffanden, ebenso gedeutet, von Wölfler als der „primäre Drüsenspalt“, von Prenant als Ausstülpung der vierten Kiemenfurche, auf die er den inmitten des Seitenlappens der Schilddrüse von Schafembryonen gefundenen Gang mit Hülfe exakter Untersuchungsmethoden zurückführen konnte.

Weiter kann man bei Embryonen und manchmal auch noch bei Neugeborenen die Beobachtung machen, dass dieser Gang von der medialen Seite her in die Schilddrüse eindringt, also nicht ein in ihrem Inneren entstandenes, sondern von aussen her in sie eingedrungenes und secundär mit ihr in Zusammenhang tretendes, selbstständiges Gebilde ist. Dann legt auch der innige Zusammenhang des inneren Epithelkörperchens, also eines auf einem frühzeitig erreichten Entwicklungsstadium stehen gebliebenen Organes, mit dem Gange den Gedanken nahe, dass auch dieser ein mit jenem genetisch zusammengehöriges, rudimentäres Gebilde sei. Schliesslich gibt auch der von Born (2) erbrachte Nachweis, dass sich ausser der medianen Anlage auch paarige Kiemenfurchen an dem Aufbau der Schilddrüse betheiligen und die Bestätigung dieser Thatsache für das Kaninchen durch Piersol (13) der oben geäusserten Meinung eine Stütze.

So geringfügig auch diese Erwägungen der unmittelbaren Beobachtung gegenüber erscheinen, so dürfte es doch nicht zwecklos gewesen sein, auf bisher unbekannte Gebilde in der entwickelten Schilddrüse hingewiesen zu haben, deren Herkunft zu ermitteln gewiss des Interesses nicht entbehren wird.

Noch einen Befund will ich anführen, der bis jetzt nicht die richtige Deutung erfahren zu haben scheint. Die Schilddrüse des erwachsenen Kaninchens besitzt einen eigenen, aus einem Bündel quergestreifter Fasern gebildeten Muskel.

Das gelegentliche zufällige Vorkommen von quergestreiften Muskelfasern in der Schilddrüse wurde bereits wiederholt, zuerst wohl von Wölfler (20) constatirt. Dieser Forscher fand in der normalen Schilddrüse eines neugeborenen Kindes mehrere Herde quergestreifter Muskelfasern. Diese Muskelbündel lagen mitten im Drüsengewebe, von Bindegewebe umschlossen. „In jedem Falle“, meint Wölfler, „dürfte dieser abnorme Ein-

schluss schon vor der Zeit der Kapselentwicklung (der Schilddrüse) stattgefunden haben, also etwa in der ersten Hälfte der embryonalen Entwicklung der Drüse." Dieselbe Auffassung macht dieser Autor auch für das Vorkommen von quergestreiften Muskelfasern in den centralen Partien eines Cystosarcoms der Schilddrüse geltend.

Seither wurden solche Muskelfaserbündel in der Schilddrüse öfters beobachtet. F. Capobianco (3) fand sie in einem Schilddrüsenlappen des Kaninchens, Zielinska (21) in der Schilddrüse eines neugeborenen Kindes und eines Hundes, L. R. Müller (11) in der des Menschen.

Bei dem hier in Rede stehenden Muskelbündel handelt es sich aber nicht um einen derartigen zufälligen, gelegentlich vorkommenden Einschluss von Muskelfasern in der Schilddrüse, sondern dasselbe bildet einen integrirenden Bestandtheil der Kaninchenschilddrüse. Dieser Muskel strahlt als ein in leicht geschwungener Richtung verlaufendes kleines Bündel quergestreifter Fasern von der Seitenfläche der Cartilago cricoidea dorsal- und lateralwärts an die mediale Concavität der Schilddrüse aus, an die Stelle, wo in der Regel grössere Gefässe aus- und eintreten. Ein Theil der Fasern inserirt sich schon im Bindegewebe an der medialen Fläche der Schilddrüse, ein Theil der Fasern dringt zwischen die Läppchen ein, um sich interlobulär anzuheften, selbst in die Läppchen treten noch Muskelfasern ein, die sich in feinste Fäserchen auflösen und sich sehr eng an die Schilddrüsenbläschen anlagern. Nach seinem Verlaufe müsste dieser Muskel bei seiner Contraction die Schilddrüse medianwärts und etwas ventralwärts anziehen.

Nun wende ich mich der Besprechung der in den Publicationen neueren Datums zutage getretenen Auffassungen der Epithelkörperchen zu.

Vor allem, ehe man in die Erörterung der Details eingeht, ist es nöthig, an der principiellen Thatsache festzuhalten, die aus allen seit Sandström's (15) Entdeckung der Epithelkörperchen erschienenen hierher gehörigen Untersuchungen mit Sicherheit hervorgeht, d. i. das Vorkommen von Epithelkörperchen neben und in der Schilddrüse. Schon darin, dass von allen

Seiten bei verschiedenen Species und innerhalb derselben Species bei Individuen verschiedensten Alters diese Gebilde als Organe von ganz bestimmtem, für sie charakteristischen Bau aufgefunden wurden, liegt doch die Bestätigung für die Auffassung, dass aus den Epithelkörperchen kein höher differenzirtes Organ hervorgeht, dass sie eben Epithelkörperchen bleiben. Wie wäre es denn denkbar, dass man ein Organ, aus dem sich, sagen wir Schilddrüsengewebe entwickeln sollte, niemals im Stadium einer solchen Umformung antrifft, sondern, mag das untersuchte Thier jung oder alt sein, immer nur als Epithelkörperchen.

Gerade in der letzten Zeit haben nun die Epithelkörperchen der Schilddrüse vielfach die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gelenkt. Das Vorkommen derselben ist von allen Seiten bestätigt worden, an ihrem Vorhandensein und ihrem unveränderten Bestande während der ganzen Lebenszeit kann nicht mehr gezweifelt werden.

In Uebereinstimmung mit früheren Befunden fanden Schaper (16) äussere Epithelkörperchen beim Menschen, beim Schafe und bei der Katze, L. R. Müller (11) beim Menschen, sowohl Kindern als Greisen, bei Katze und Hund, E. Schmid (17) bei Katze und Hund als regelmässig vorkommende Gebilde.

Dieser Thatsache gegenüber erscheinen alle wie immer formulirten Vermuthungen über etwaige Umwandlungen des Gewebes der Epithelkörperchen zu andersartigem weiter differenzirten und specifisch functionirenden, also insbesondere auch zu Schilddrüsengewebe, einfach gegenstandslos. Wenn aus den Epithelkörperchen etwas Anderes hervorginge, so wäre es unverständlich, dass man sie so constant auffindet und niemals dieses „Andere" an ihrer Statt. Regelmässig findet man sie als Epithelkörperchen und niemals in Umwandlung begriffen oder in totaler Umformung, mag das untersuchte Individuum jung oder alt sein. Wenn einige der citirten Autoren wiederum, wie dies schon früher geschah, auf die Aehnlichkeit mit der embryonalen Schilddrüse den Nachdruck legen, so betone ich dem gegenüber aufs Neue, dass diese Aehnlichkeit bei der mit Sicherheit vorauszusetzenden geweblichen Identität des Mutterbodens ganz verständlich ist und dass man keinesfalls daraus die Berechtigung ableiten darf, auch die fertigen Organe kurzweg zu identificiren. Das Vorkommen von Hohlräumen innerhalb des Epithelkörper-

chens, weit entfernt, eine solche Annahme zu stützen, führt eher zu ihrem Gegentheil, da dieselben nur in vereinzelten Fällen denen der Schilddrüse gleichen. Meist sind sie ganz verschiedener Art, von ein- oder mehrschichtigem Pflaster —, cubischem oder cylindrischem Epithel ausgekleidet und ohne nachweisbaren Inhalt. Selten findet man unter der Zahl der verschiedenartigsten Hohlräume colloidhaltige Bläschen, und auch das finde ich bei der Verwandtschaft des Muttergewebes nicht auffallend, nicht auffallender zum Mindesten als das gelegentliche Vorkommen derselben Bildungen im Thymusgewebe.

Wenn für die Auffassung eines Organs, das sich immer mit ganz bestimmten Structurelementen in ganz bestimmter Anordnung präsentirt, nicht dieser typische Bau, sondern die immerhin seltene und dann nur geringfügige Abweichung von diesem Typus entscheidend sein sollte, dann könnte man fast mit demselben Rechte auch die Thymus der Schilddrüse zurechnen, da ich, wie erwähnt, auch im Thymusgewebe schon colloidhaltige Acini fand [1]). Wer aber daran festhält, dass Thymus und Schilddrüse und Epithelkörperchen aus einem doch schon höher differenzirten, gleichartigen Mutterboden hervorgehen, dem wird das gelegentliche Vorkommen einzelner Epithelzellen, Epithelballen, Epithelstränge und Cysten in der Thymus ebensowenig unerwartet sein als das sporadische Auftreten von Hohlräumen im Epithelkörperchen und weder für das eine, noch für das andere Organ von entscheidender Bedeutung für seine Classifizierung erscheinen.

Es ist gewiss zuzugeben, dass dem Epithelkörperchen die Fähigkeit, Hohlräume zu bilden, sozusagen potentiell innewohnt, ihm von seinem Muttergewebe, welches hohlraumbildende Organe hervorbringt, gleichsam angeboren ist. Es macht aber von dieser ererbten Fähigkeit nur selten und auch dann so geringen Gebrauch, dass dadurch sein sonst einheitlicher Charakter nicht wesentlich geändert wird. Ueberdies handelt es sich bei den Hohlraumbildungen des äusseren Epithelkörperchens um Hohlräume der verschiedensten Art und nur in den seltensten Fällen um colloidhaltige Bläschen. So will ich diesmal auch erwähnen, was indessen auch schon von anderer Seite [2]) beobachtet wurde,

1) Studien etc. pag. 410, Anm.

2) Edmunds, W. Journ. of. Pathology and Bacter. Volume third. 1896.

pass im äusseren Epithelkörperchen des Hundes Bläschen vorkommen, deren Wand von flimmertragendem Cylinderepithel gebildet wird (s. Fig. 5 auf Taf. XVIII).

Ob es bei dieser Mannigfaltigkeit der in den äusseren Epithelkörperchen auftretenden Hohlräume auch jetzt noch so schwer einzusehen ist — wie L. R. Müller (11) meint — warum ich solche Hohlräume, die von Gerinnsel erfüllt waren, nicht für colloidhaltige Acini hielt, möchte ich bezweifeln. Neben Bildungen, die in jeder Beziehung den Schilddrüsenfollikeln entsprechen, kommen eben weit häufiger noch andere vor, von anderem Bau und Inhalt.

Ausserdem unterschied sich dies Gerinnsel so bedeutend von dem in seiner Form und Farbe gut conservirten Colloid, dass eher die Identificirung dieser Inhaltsmassen Widerspruch hätte erwecken müssen.

Eine definitive Entscheidung darüber, ob die Epithelkörperchen nicht doch im Stande wären, sich zu functionirendem Schilddrüsengewebe umzuwandeln und vicariirend die Leistungen der Schilddrüse zu übernehmen, erwartet Schaper (15) vom Experimente. Dieses scheint bereits entschieden zu haben, und die nachstehenden Folgerungen, die Blumreich und Jacoby (1) aus ihren Versuchen ziehen, sind geeignet, meinen vom Anfang an in dieser Frage geltend gemachten Standpunkt zu stützen:

„1) Es besteht keine histologische Verwandtschaft zwischen Schilddrüse und Nebendrüsen des Kaninchens.

2) Eine genetische Beziehung dieser Gebilde ist noch durchaus zweifelhaft.

3) Die Zurücklassung oder Mitentfernung der Nebendrüsen bei der Thyreoidectomie hat keinen Einfluss auf die Lebensprognose des Thieres.

5) In allen unseren Fällen haben wir vermisst a) eine Hypertrophie der zurückgelassenen Nebendrüsen und b) einen über die Norm hinausgehenden Gefässreichthum.

6) Die histologische Untersuchung der im Körper verbliebenen Nebendrüsen ergab keine Structurveränderungen, also auch keine Umwandlung in Schilddrüsengewebe.

7) Auf Grund unserer Versuche müssen wir den Nebendrüsen des Kaninchens, im Gegensatze zu den anderen Autoren, eine directe physiologische Beziehung zur Schilddrüse absprechen. Die Nebendrüsen können nicht für die Schilddrüse vicariirend eintreten."

Ob inneres und äusseres Epithelkörperchen völlig gleichwerthig sind, wie Schaper (16) behauptet, ist mir gerade jetzt zweifelhafter geworden als je. Keinesfalls sind sie es im Sinne Schaper's, nach welchem

„eigentlich alle Uebergangstadien in Bezug auf ihr Lagerverhältniss zur Schilddrüse beobachtet wurden, indem es sich bald um eine lose oder feste Anlagerung, bald um geringere oder grössere Einkeilung des Epithelkörpers in die Seitenlappen der Schilddrüse und bald um eine derartige Aufnahme des ersteren in letztere handelt, dass nur noch ein minimales Segment des Epithelkörpers an der Oberfläche der Thyreoidea frei zu Tage liegt. Von diesem letzten Verhalten bis zum völligen Einschluss in die Schilddrüse, wo wir also berechtigt sind, von einem inneren Epithelkörperchen zu sprechen, ist nur noch ein Schritt."

Das trifft durchaus nicht zu. Bei den Arten, bei denen ein inneres Epithelkörperchen überhaupt gefunden wird, kommt es ganz regelmässig und immer ausser ihm noch das äussere, jedes an seinem typischen Fundorte vor, und niemals wird das äussere in seiner Lage oder seinen Beziehungen zum Nachbargewebe dem inneren gleichwerthig. Ausserdem erscheint mir das innere Epithelkörperchen gerade nach den hier mitgetheilten Befunden an der Kaninchenschilddrüse in einem neuen Lichte, und ich habe keine Grundlage dafür, die für dasselbe bei Besprechung des centralen Hohlraumes der Schilddrüse geltend gemachte Auffassung auch auf das äussere Epithelkörperchen auszudehnen.

Schaper (16) hat für den Menschen und das Schaf ein multiples Vorkommen von äusseren Epithelkörperchen beschrieben und auch bezüglich des inneren Zweifel ausgesprochen, ob sich wircklich in jedem Falle nur ein einziges finde. L. R. Müller (11) fand gleichfalls mehr als ein äusseres Epithelkörperchen beim Menschen, und ebenso scheint beim Hund eine Mehrzahl der Epithelkörperchen die Regel zu sein. Bezüglich des inneren liegt keine thatsächliche Angabe über ein mehrfaches Vorkommen vor.

Bei der Katze, beim Kaninchen, bei der Ratte und Maus findet man nur ein paariges äusseres, bei den zwei erstgenannten Thieren ausserdem noch ein paariges inneres Epithelkörperchen. Wenn insbesondere beim neugeborenen Kaninchen auch einmal

zwei oder selbst drei Epithelkörperchen vorzuliegen schienen, so liess sich durch genaue Untersuchung an Serienschnitten stets der Nachweis erbringen, dass die einzelnen Körperchen bloss als Läppchen eines durch Verbindungsbrücken zusammengehaltenen Epithelkörperchens aufzufassen seien, oder die scheinbar getrennten Knötchen standen durch dünne, längs der Carotis verlaufende Epithelstränge oder -gänge (s. Fig. 2 auf Taf. XVIII) eigentlich in fortlaufender Continuität und nahmen sich dann wie discret auftretende Anlagerungen an den seitlich von der Carotis verlaufenden, bald hohlen, bald soliden Epithelcylindern aus. Es dürfte nicht überflüssig sein, an dieser Stelle eine Beobachtung einzuschalten, die ich an der Schilddrüse eines erwachsenen Hundes zu machen Gelegenheit hatte. Viele von den Schnitten, in die ich den einen Schilddrüsenlappen zerlegt hatte, wiesen nicht weniger als drei gesonderte Epithelkörperchen auf, die scheinbar ausser jedem Zusammenhange standen. Die genauere Untersuchung aber lehrte, dass doch alle drei durch Epithelstränge, zum Theile auch durch Gänge miteinander verbunden waren. Vielleicht lässt sich auf Grund dieser Beobachtung das gelegentliche multiple Vorkommen der Epithelkörperchen erklären. Es könnte die Anlage des Epithelkörperchens bei ihrem allmähligen Auswachsen auch an mehreren Stellen ihres Verlaufes jenes typische Gewebe produciren. Später lässt sich dann die Continuität der getrennten Knötchen entweder noch in Form eines Ganges oder Stranges nachweisen, wie ich dies bei neugeborenen Kaninchen in solchen Fällen immer finde, oder es kommt durch theilweisen Schwund der Verbindungsstücke zu abgesonderten Epithelkörperchen, etwa in derselben Weise wie sich in der bekannten Abbildung von His (7) die Reste des Tractus thyreoglossus darstellen. Ob diese Gesammtanlage identisch ist mit der der seitlichen Schilddrüsen, wie Cristiani (4) oder doch mit Theilen der seitlichen Schilddrüsenanlage, wie Schaper (16) glaubt, bleibt so lange höchst fraglich als die embryologische Untersuchung aussteht. Man muss bedenken, dass nicht nur das endliche Schicksal der seitlichen Schilddrüsenanlagen, sondern auch das der Epithellager an der dritten (der sogenannten Carotidendrüsenanlage) und vierten Kiemenfurche (der Anlage der „glandule thyroïdienne“ [beim Schafe, nach Prenant]) der Aufklärung noch sehr bedürftig ist

und dass alle diese Anlagen vorläufig noch für allfällige Combinationen zur Verfügung stehen.

In der allerjüngsten Zeit hat Jacoby (9), nachdem er schon früher in Gemeinschaft mit Blumreich (1) auf experimentellem Wege dahin gelangt war, den „Nebendrüsen", wie er die Epithelkörperchen nennt, eine directe physiologische Beziehung zur Schilddrüse abzusprechen, seine Ergebnisse über die Entwicklung dieser Organe veröffentlicht. Wiewohl mir dieselben zu spät zukamen, um noch an entsprechender Stelle Platz zu finden, konnte ich es mir doch nicht versagen, sie wegen ihrer Wichtigkeit hier noch einzuschalten.

In erfreulicher Uebereinstimmung mit der von mir ausgesprochenen Ueberzeugung, dass die Epithelkörperchen Organe eigener Art seien, die als selbständige Gebilde aufzufassen seien und sich demzufolge auch auf eine selbständige[1] Anlage zurückverfolgen lassen müssten, gelangte Jacoby durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Katzenembryonen zu dem Schlusse, dass die äusseren Epithelkörperchen ganz unabhängig von der Schilddrüse aus der cranialen Partie der Thymusstränge entstehen.

Inneres und äusseres Epithelkörperchen sind auch nach Jacoby durchaus ungleichwerthige Bildungen.

Die von mir in meiner früheren Untersuchung beschriebenen Thymusläppchen wurden seither auch von Anderen beobachtet, von Schaper (16) beim Schafe, von Schmid (17) bei der Katze. Um Missverständnissen vorzubeugen, hebe ich nochmals hervor, dass diese Thymusläppchen ganz isolirte kleine Knötchen darstellen, die als „äussere" dorsolateral vom Schilddrüsenlappen und als „innere" inmitten derselben oder an seiner medialen Fläche liegen.

1) Mehr als eine selbständige Anlage habe ich für die Epithelkörperchen nicht postulirt und die von Jacoby als irrig bezeichnete Vermuthung, dass dies eine neue bisher unbekannte Organanlage sein müsse, nicht gehegt; es war mir vielmehr nicht unwahrscheinlich, dass man den Epithelkörperchen durch begründete Umdeutung einer der bekannten Anlagen im Bereiche der dritten oder vierten Kiemenfurche ihre Ursprungsstätte werde zuweisen können.

Isolirte Thymusläppchen und zwar nur „äussere", getrennt von der eigentlichen Thymus, habe ich auch bei jungen Kaninchen wiederholt, aber nicht in jedem Falle, aufgefunden. Sie liegen in unmittelbarer Nähe des äusseren Epithelkörperchens, ich fand sie gewöhnlich zwischen diesem und der Schilddrüse gelegen, und hängen nicht selten durch epitheliale Gänge oder Fortsätze mit dem äusseren Epithelkörperchen zusammen (s. Fig. 6 auf Taf. XVIII). Auch die Zellen dieses Thymusläppchens wiesen ebenso wie die der früher an der Katzenschilddrüse beschriebenen, bei neugeborenen Thieren in grosser Ausdehnung eher die Merkmale von Epithelzellen als von Lymphkörperchen auf. Nach seinem sonstigen Habitus konnte es nur als Thymusläppchen aufgefasst werden: Rinde und Mark waren deutlich unterscheidbar, und in letzterem charakteristische, grosse, platte Epithelzellen mit blassem Zellleib und scharf contourirtem, chromatinarmen Kern vorhanden. Concentrische Körperchen fand ich, im Gegensatze zu den Befunden bei der Katze, darin nicht auf. Diese sind allerdings auch sonst in der Thymus des Kaninchens viel weniger zahlreich als in der der Katze.

Endlich soll auch noch ein kleines, an der medialen Fläche der Schilddrüsenlappen des Kaninchens gelegenes Lymphknötchen, das auch die Aufmerksamkeit Capobianco's (3) erregt zu haben scheint, wegen seines regelmässigen Vorkommens nicht unerwähnt bleiben.

Die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung zusammenfassend, kann ich folgende Sätze aufstellen:

1) Das Kaninchen besitzt ein paariges, äusseres Epithelkörperchen. Dieses liegt bei jungen Thieren meist ventral von der Carotis oder umfasst den lateralen Umkreis derselben, soweit sie längs der Thyreoidea verläuft. Beim erwachsenen Thiere ist seine Längenausdehnung, relativ zur Schilddrüse, eine geringere; es behält seine Lage an der Carotis bei, liegt aber weiter distalwärts an der Schilddrüse, ungefähr im Niveau ihres aboralen Poles. In diesen Epithelkörperchen kommen, häufiger bei jungen als bei älteren Individuen, vereinzelte Hohlräume vor, meist von cubischem Epithel ausgekleidet, die aber keinen colloiden Inhalt einschliessen. Die Epithelkörperchen sind Organe sui generis; ihr Bau ist ein bleibender;

sie differenziren sich überhaupt nicht weiter, also im Besonderen auch nicht zu Schilddrüsengewebe.

2) Innerhalb eines jeden Seitenlappens der Kaninchenschilddrüse, der medialen Begrenzungsfläche näher gelegen, findet sich ein von verschiedenartigem Epithel (plattem, cubischem, cylindrischem Flimmerepithel) ausgekleideter, weiter, gangartiger Hohlraum, ein „Centralkanal der Schilddrüse“. Derselbe ist regelmässig, bei jungen und alten Thieren, vorhanden, seine Ausdehnung nimmt mit dem Wachsthum des Thieres zu. Im Lumen dieses Hohlraumes liegen Reste von Zellen, die seiner Auskleidung entstammen.

3) In der Nachbarschaft dieses Ganges lässt sich, weit auffälliger beim erwachsenen als beim jungen Kaninchen, ein inneres Epithelkörperchen nachweisen. Das Gewebe desselben steht stellenweise in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Epithel des Ganges und geht andererseits hie und da continuirlich in typisches Schilddrüsengewebe über. Es ist aber trotzdem seiner Hauptmasse nach als ein vom umgebenden Schilddrüsengewebe durch seinen eigenartigen Bau verschiedenes und — beim erwachsenen Thiere — durch eine grössere Bindegewebsanhäufung deutlich abgegrenztes, besonderes Gebilde leicht zu unterscheiden.

4) Sowohl im Epithel der Epithelkörperchen, des inneren und äusseren, als auch des Ganges findet bei jungen Thieren lebhafte Neubildung durch Karyokinese statt.

5) In der Nähe des äusseren Epithelkörperchens, manchmal mit ihm verwachsen, kommen beim Kaninchen isolirte Thymusläppchen, aber scheinbar nicht constant, vor.

6) Der Kaninchenschilddrüse kommt ein eigener, aus quergestreiften Fasern gebildeter Muskel zu. Derselbe entspringt von der lateralen Fläche des Ringknorpels und zieht lateral und dorsalwärts an die mediale Fläche der Schilddrüse, wo er sich im Bindegewebe daselbst, im interlobulären Bindegewebe und mit feinen Fäserchen auch intralobulär, zwischen den Schilddrüsenbläschen, inserirt.

Prag, im Juli 1896.

Literatur-Verzeichniss.

1. Blumreich, L. und Jacoby, M. (96), Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen für den Organismus. Berliner klin. Wochenschr. 1896. No. 15.
2. Born, G. (83), Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.
3. Capobianco, F. (93), Di un reperto rarissimo o della presenza di fibre muscolari striate nella glandola tiroide. La Riforma Medica. Anno IX Vol. I. N. 73.
4. Cristiani (93), Remarques sur l'anatomie et la physiologie des glandes et glandules thyroïdiennes chez le rat. Archiv. de physiol. norm. et pathol. 1893.
— Derselbe (93), Des glandules thyroïdiennes chez la souris et le campagnol. Ibid.
5. Gley (92), Effets de la thyroïdectomie chez le lapin. Archiv. de physiol. norm. et pathol. 1892.
— Derselbe (92), Nouvelles recherches sur les effets de la thyroïdectomie chez le lapin. Ibid.
— Derselbe (93), Les résultats de la thyroïdectomie chez le lapin. Archiv. de physiol. norm. et path. 1893.
6. Gley und Nicolas (95), Comptes rendus d. l. Soc. d. Biol. 1895.
7. His, W. (91), Der Tractus thyreoglossus und seine Beziehungen zum Zungenbein. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsg. von His u. Braune. 1891.
8. Jacoby, M. (95), Studien zur Entwicklungsgeschichte der Halsorgane der Säugethiere u. des Menschen. I. Histor.-krit. Betrachtungen ü. d. Entwicklung d. Kiemendarm-Derivate. Inaug.-Dissert. Berlin. 1895.
9. Derselbe (96), Ueber die Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotidendrüse. Vorl. Mitth. Anatom. Anzeiger XII. Bd. No. 6.
10. Kohn, A. (95), Studien über die Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
11. Müller, L. R. (96), Beiträge zur Histologie der normalen u. d. erkrankten Schilddrüse. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. v. E. Ziegler. Jena. 19. Bd.
12. Nicolas, A. (93), Glande et glandules thyroïdes (parathyroïdes) chez les Cheiroptères. Bullet. des séances d. l. soc. d. sciences de Nancy. Mai 1893.
13. Piersol (88), Ueber d. Entwicklung der embryonalen Schlundspalten und ihrer Derivate bei Säugethieren. Ztschr. f. wissensch. Zool. Bd. 47.
14. Prenant, A. (94), Contributions à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroïde et de la glande carotidienne. La Cellule. Tome X. I[ère] fascicule.

15. Sandström, J. (80), Om em ny Körtel hos menniskan och åtskilliga doggdjur. Upsala. Läkareförenings Förhandligar. 1880. (Ueb. eine neue Drüse beim Menschen u. b. verschied. Säugethieren. Referat in Hofmann-Schwalbe's Jahresberichten. IX. Bd. 1. Abth., in Schmidt's Jahrb. 1880 etc.)
16. Schaper, A. (95), Ueber die sogenannten Epithelkörper (Glandulae parathyreoideae) in der seitlichen Nachbarschaft der Schilddrüse u. d. Umgebung der Arteria carotis der Säuger u. d. Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.
17. Schmid, E. (96), Der Secretionsvorgang in d. Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47.
18. Simon, Ch. (94), Contribution à l'étude du développement organique de la glande thyroïde chez les mammifères. Revue biol. du Nord d. l. France. Tome VI.
19. Wölfler, A. (80), Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse mit Rücksicht auf d. Entw. d. Kröpfe. Berlin. Reimer. 1880.
20. Derselbe, A. (83), Ueber d. Entwicklung u. d. Bau des Kropfes. Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 29.
21. Zielinska, M. (94), Beiträge zur Kenntniss der normalen u. strumösen Schilddrüse des Menschen u. d. Hundes. Virchow's Archiv Bd. 136. 1. Heft.
22. Andersson, O. A. (94), Zur Kenntniss d. Morphol. d. Schilddr. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1894.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

Bedeutung der gebrauchten Bezeichnungen:

car = Querschnitt durch die Arteria carotis communis,
sch = Schilddrüsenbläschen,
äu ek = äusseres } Epithelkörperchen,
i ek = inneres } Epithelkörperchen,
Gg = gangartiger Hohlraum innerhalb des seitlichen Schilddrüsenlappens,
gg ek = kurze Gänge, die dem äusseren Epithelkörperchen zugehören,
estr = Epithelstränge, die aus dem äusseren Epithelkörperchen hervorgehen,
th = Thymusläppchen,
n = Nervenquerschnitt.

Mit Ausnahme von Fig. 5 beziehen sich sämmtliche Figuren auf das Kaninchen. Fig. 4—12 sind mit Hülfe des Zeichenapparates angefertigt.

Fig. 1. Querschnitt durch die A. carot. comm. und das ihr anliegende äussere Epithelkörperchen eines neugeborenen Kaninchens. Uebersichtsbild. Das Epithelkörperchen (*äu ek*) um-

fasst den halben (lateralen) Umkreis der Carotis (*car*) und bildet dorsal und ventral von dieser eine stärkere Anschwellung.

Fig. 2. Querschnitt durch die A. carotis comm. und das äussere Epithelkörperchen eines ungefähr 2 Monate alten Kaninchens. Uebersichtsbild. Das äussere Epithelkörperchen (*äu ek*) ist nicht vollständig gezeichnet, es liegt lateral von der Carotis. Von ihm ziehen Epithelstränge (*e str*) an die dorsale Wand der Carotis und leiten zu einer neuen, hier gelegenen Ansammlung von Epithelkörperchengewebe, die nicht mehr in den Schnitt fiel.

Fig. 3. Querschnitt durch die A. carotis comm. und das äussere Epithelkörperchen eines neugeborenen Kaninchens. Vom äusseren Epithelkörperchen (*äu ek*) fiel nur noch der distale Zipfel in den Schnitt. Lateral von der Carotis zieht ein Gang (*gg ek*), der, wie die Serie der Schnitte zeigt, aus dem Gewebe des äusseren Epithelkörperchens hervorgeht.

Fig. 4. Querschnitt durch die A. carotis comm. und einen vom äusseren Epithelkörperchen ausgehenden Zellfortsatz eines neugeborenen Kaninchens. Das äussere Epithelkörperchen setzt sich in Form eines dünnen Epithelstranges (*e str*), ventrolateral von der Carotis noch weit distalwärts über sein scheinbares, aborales Ende hinaus fort. Vergr. 100 f.

Fig. 5. Partie aus dem äusseren Epithelkörperchen eines erwachsenen Hundes. Umschlossen von den Zellbalken des äusseren Epithelkörperchens (*äu ek*) findet sich ein kleines, theilweise von Flimmerepithel ausgekleidetes Bläschen (Flimmercystchen *flc*). Im Lumen desselben liegen zahlreiche Zellen von epithelialem Habitus, die möglicherweise seiner Wandung entstammen. Vergr. 170 f.

Fig. 6. Querschnitt durch die A. carotis comm., das äussere Epithelkörperchen und ein zwischen beiden gelagertes Thymusläppchen eines neugeborenen Kaninchens. Das äussere Epithelkörperchen (*äu ek*) liegt ventrolateral von der Carotis und wird durch Epithelgänge (*gg ek*) und -stränge mit einem benachbarten Thymusläppchen (*th*) verbunden. Vergr. 100 f.

Fig. 7. Mittlere Partie aus einem Durchschnitte durch den Schilddrüsenlappen eines erwachsenen Kaninchens. Inmitten des Schilddrüsengewebes (*sch*) liegt der weite gangartige Hohlraum (*Gg*) und in seiner unmittelbaren Nachbarschaft das innere Epithelkörperchen (*i ek*), welches hier ganz scharf von seiner Umgebung abgegrenzt ist. Im Lumen des Ganges sieht man zahlreiche veränderte Zellen. Vergr. 80 f.

Fig. 8. Mittlere Partie aus einem Durchschnitte durch den Schilddrüsenlappen eines erwachsenen Kaninchens. Von dem Gang (*Gg*) ist bloss der dem inneren Epithelkörperchen (*i ek*) anliegende Abschnitt gezeichnet. In diesem Schnitte war zwischen dem Epithel des Ganges und dem des Epithelkörper-

chens keine Grenze nachweisbar, und das Gewebe des Epithelkörperchens ging continuirlich in typisches Schilddrüsengewebe (*sch*) über. Im Lumen des Ganges liegen Zellen, Kerne und blasse Schollen. Das Epithel seiner Wandung ist bald einfach, bald geschichtet, höher oder flacher. Vergr. 100 f.

Fig. 9. Partie aus der epithelialen Wandauskleidung des in Fig. 7 u. 8 dargestellten Ganges (*Gg*) aus dem Schilddrüsenlappen eines erwachsenen Kaninchens, um die Mannigfaltigkeit des Epithels zu zeigen. Links ist das Epithel hoch und trägt Flimmerhaare, weiter nach rechts hin wird es allmählich niedriger, um endlich in platte Zellen überzugehen. Vergr. 500 f.

Fig. 10. Partie aus einem Querschnitte durch den Schilddrüsenlappen eines neugeborenen Kaninchens. Der Gang (*Gg*) ist bloss zur Hälfte gezeichnet. Er ist hier schmal, spaltförmig, sein Epithel meist ein geschichtetes Pflasterepithel. In einzelnen Wandzellen ist das Chromatin zu tiefgefärbten Körnchen zerfallen; solchen absterbenden, in Degeneration befindlichen Zellen (*dz*) ähnliche, losgelöste Zellen bilden den Inhalt des Ganges. Vergr. 170 f.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Schilddrüsenlappen eines etwa zwei Monate alten Kaninchens. Der Gang (*Gg*), der einerseits in innigem Contact mit dem Schilddrüsengewebe steht, geht andererseits mittels eines aus seinem Epithel hervorgehenden Fortsatzes direkt in das Epithel des inneren Epithelkörperchens über, welches selbst wieder ohne Abgrenzung mit dem Schilddrüsengewebe (*sch*) zusammenhängt. Die Lichtung des Ganges füllte ein blasses, netzartiges Gerinnsel nur theilweise aus. Vergr. 80 f.

Fig. 12. Querschnitt durch einen Schilddrüsenlappen eines neugeborenen Kaninchens. Das hier dargestellte Verhältnis von Gang und Schilddrüsenläppchen ruft fast denselben Eindruck hervor wie das Bild einer typischen Drüse. Die einzelnen Läppchen der Schilddrüse (*sch*) sind radiär zum Gange (*Gg*) angeordnet und namentlich das Läppchen a, zu dem ein Seitenzweig des Ganges hinzieht, nimmt sich wie ein Läppchen einer Speicheldrüse mit zugehörigem Ausführungsgange aus. Der Gang ist hier wieder spaltförmig, das Epithel zum Theile mehr-, zum Theile einschichtig, im Lumen liegen losgelöste Zellen mit intensiv gefärbten Kernresten. Vergr. 80 f.

Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung.

Von

Dr. **Hans Rabl,**
Assistenten am histologischen Institut in Wien.

Hierzu Tafel XIX, XX u. XXI.

Unter den mannigfaltigen Problemen, welche die Erscheinungen des Zelllebens darbieten, nehmen die Vorgänge an den Kernen ein besonderes Interesse in Anspruch. Vor allem sind es diejenigen Veränderungen, unter welchen sich die Kerntheilung vollzieht, welche die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt und zu gründlichen und erfolgreichen Untersuchungen geführt haben. Aber nicht bloss die Art ihrer Vermehrung, sondern auch die ihrer Rückbildung ist es werth, einer eingehenden Beobachtung unterworfen zu werden, denn auch ihre Kenntniss verspricht eine wesentliche Erweiterung unseres Wissens über die Eigenschaften der lebenden Zelle. Insbesondere aber ist es für die Pathologie von grösster Wichtigkeit, jene Wege kennen zu lernen, welche die Zellen bei ihrer physiologischen Degeneration einschlagen, um krankhafte Processe mit normalen vergleichen zu können und auf diese Weise sichere Anhaltspunkte zur Beurtheilung der ersteren zu erhalten.

Untersuchungen über die physiologischen Degenerationserscheinungen lassen sich leicht ausführen, da wir ja aus einer Reihe neuerer Arbeiten wissen, dass wohl in keinem Organ alle Zellen bleibende Bildungen sind, sondern bald nur ganz vereinzelt, bald aber in reichlicher Menge zu Grunde gehen, um durch jungen Nachwuchs ersetzt zu werden. Wohl die ergiebigste Fundgrube für degenerirende Zellkerne bildet die Haut und ihre Anhangsorgane, indem daselbst in ununterbrochener Dauer protoplasmatische Zellen in Horngebilde umgewandelt werden. Darum beschloss ich, mich zunächst an diese zu wenden,

um an einem typischen Beispiel jene Gesetze festzustellen, von welchen die Rückbildung der Kerne geleitet wird.

Obwohl zwar meine Untersuchungen in erster Linie diesen letzteren galten, konnten doch auch die Vorgänge, welche sich beim Verhornungsprocess in den Zellen selbst abspielen, nicht ausser Acht gelassen werden. Da aber gerade diese noch so viele strittige Punkte enthalten, denen eine besondere Aufmerksamkeit zugewendet werden musste, so kam es, dass im Laufe dieser Untersuchungen fast sämmtliche, auf den Verhornungsprocess bezugnehmende Fragen einer Durcharbeitung unterzogen wurden.

Ich theile nun im Folgenden meine diesbezüglichen Beobachtungen mit. Ueber einen Theil der hiebei gewonnenen Resultate, welche aber durch die vorliegende Arbeit in mehreren Punkten eine Erweiterung erfahren haben, habe ich bereits auf dem diesjährigen Anatomen-Congress in Berlin berichtet.

I.

Es ist selbstverständlich, dass derjenige, welcher es sich zum Ziele setzt, degenerative Veränderungen zu studiren, zunächst den Bau der normalen Zellen zu ermitteln hat. Die Objekte meiner diesbezüglichen Untersuchungen bildeten einerseits die Epithelzellen der äusseren Haut, insbesondere der Sohlenhaut, andererseits die von Schleimhäuten, vor allem von Lippe, Zunge und Scheide, endlich 3. Epithelialcarcinome. In denjenigen Fällen, in welchen es sich um die Feststellung der feinsten Details im Bau der Zellen handelte, wurden selbstverständlich nur solche Hautstücke verwendet, welche durch Operationen erhalten und sofort in die Fixirungsflüssigkeit eingelegt worden waren. Im Uebrigen gelangte auch Material von Leichen in reichem Maasse zur Verwendung.

Wenn ich meine aus den angefertigten Präparaten gewonnenen Anschauungen kurz zusammenfasse, so muss ich mich der von Ranvier begründeten Lehre anschliessen, dass das Protoplasma der Epidermiszellen von feinen Fasern durchzogen werde, welche — unter einander zusammenhängend — die feste Verbindung der Epithelzellen bedingten.

Ehe ich jedoch auf meine eigenen Beobachtungen näher eingehe, will ich mir erlauben, in Kürze die Geschichte der Epithelfaserung vorzuführen.

Es war bekanntlich Max Schultze, welcher als erster die Stacheln und Riffe an der Oberfläche der Epidermiszellen erkannt hat (60). Durch Anwendung seines Jodserums war es ihm gelungen, die Epidermiszellen zu isoliren. Er fand auf ihrer Oberfläche zahlreiche feinste Stacheln und Borsten und glaubte, dass die Stacheln zweier Zellen in gleicher Weise an einander gelagert wären, wie die Borsten zweier in einander gepresster Bürsten.

Das gleiche Bild hatte schon früher Schroen (59) an Schnitten beobachtet und darnach die Theorie aufgestellt, dass die Epithelzellen von Membranen umschlossen seien, welche von Porenkanälchen durchsetzt wären. Er hatte eben die Intercellularsubstanz für Membranen, die Brücken oder Zwischenräume darin für Kanälchen angesehen.

Zur selben Zeit und unabhängig von M. Schultze hatte auch Bizzozero die Stacheln an der Oberfläche der Zellen entdeckt und ihnen die gleiche Bestimmung wie Schultze zugesprochen (4)[1]. Später aber, durch Anwendung verbesserter Methoden und stärkerer Vergrösserungen kam er zur Ueberzeugung, dass die Stacheln nicht seitlich an einander gelagert wären, sondern sich mit ihren Spitzen berührten (5). Bei dieser Gelegenheit beschrieb auch Bizzozero in der Mitte der Intercellular-Brücken sehr kleine Anschwellungen, von welchen er annahm, dass sie eben dort lägen, wo die beiden Stachelenden mit einander verschmolzen wären. Dieselben kleinen Knötchen fand auch Lott (40), der sich aber im übrigen der älteren M. Schultze'schen Theorie anschloss und sie demgemäss nicht als die Berührungspunkte der Stachelspitzen auffasste, sondern glaubte, dass sie nur scheinbare Verdickungen darstellten, gebildet durch die neben einander liegenden Stachelenden.

Die wichtigen Beobachtungen Bizzozero's erhielten durch die Angaben Ranvier's eine ausgiebige Unterstützung. Ranvier (50) konnte die Intercellularbrücken nicht nur an den Zellen der mittleren Schichte des Stratum mucosum, der eigentlichen Riff- und Stachelzellenschichte, nachweisen, sondern es gelang ihm an genügend dünnen Schnitten nach Härtung in Ammonium-Bichromat und Färbung in starkem Hämatoxylin,

1) Diese Arbeit war mir leider im Original nicht zugänglich. Ich citire sie nach Lott (40).

auch zwischen den Zellen der tiefsten Lage feine Verbindungsfäden nachzuweisen. Er unterscheidet dabei zwischen kurzen und langen Fasern (filaments d'union). Die ersteren verbinden 2 benachbarte, die letzteren von einander entfernte Zellen, wobei sie in grösserer Länge die Epidermis durchsetzen und über die Oberflächen der dazwischen liegenden Zellen hinwegziehen. Neben denjenigen Fasern, welche in ihrer Mitte eine Verdickung tragen, glaubte Ranvier auch solche bemerken zu können, welche derselben entbehrten. Er leitete daraus die Theorie ab, dass jene Knöpfchen elastische Organe darstellen, welche sich nach Bedürfniss in die Länge ziehen liessen, sobald ein Leucocyt im Intercellularraume vordringen wollte oder die Zellen bei ihrem allmählichen Hinaufrücken einen Frontwechsel auszuführen genöthigt wären.

Betreffs des Zusammenhanges jener Verbindungsfasern mit dem Zellkörper, über welchen diese Arbeit noch keine Auskunft enthält, machte Ranvier 3 Jahre später interessante Angaben (51). Er fand, dass die Zellen des Stratum Malpighii von feinen Fäserchen durchzogen seien und konnte die Fasern des Zellkörpers in die Verbindungsbrücken verfolgen. Da sich diese letzteren doppelt so breit zeigten als die Zellfasern, so mussten jene noch von einem Mantel umgeben sein, der von der Oberfläche der Zelle auf die Faser übergeht.

Diese erste Beschreibung der fibrillären Structur der Epidermis wurde seither von einer grossen Reihe von Forschern bestätigt. So konnte sich Blaschko (7) von derselben an dünnen, ungefärbten Schnitten von Hautstücken überzeugen, die in Chromsäure gehärtet waren. Kromayer (35, 36, 37) behandelte in systematischer Weise die Epidermis nach der Weigert'schen Fibrinfärbemethode, die er nur um ein geringes modificirte, und erhielt hierbei eine ausgezeichnete Färbung der Fasern, welche bereits Herxheimer (28) und Benecke (3) nach jener Methode dargestellt hatten, ohne aber ihre Natur näher zu studiren. Reinke (53) gelang es, die Protoplasmafasern nach Safraninfärbung durch Behandlung mit Jod-Jodkali und Differenzirung in alkoholischer Pikrinsäure in deutlichster Weise zur Anschauung zu bringen. Auch van der Stricht[1]) giebt an, die Fasern an Präparaten, die durch längere Zeit in Flemming'scher oder Hermann'scher Lösung gehärtet, mit Holzessig nachbe-

handelt und mittels Safranin gefärbt worden waren, dargestellt zu haben.

Ich selbst habe mich von ihrer Existenz theils an ungefärbten Schnitten aus Müller'scher oder Flemming'scher Flüssigkeit, theils an Präparaten überzeugt, die nach den Angaben Kromayer's angefertigt waren. Der Anblick von solchen ist ein überraschender. Es erinnert die Epidermis etwas an einen Netzknorpel, indem das ganze Stratum Malpighii von äusserst zahlreichen und feinen Fäserchen durchsetzt wird, während die Kerne zumeist geschrumpft sind und dann in Höhlen zu liegen kommen.

An gelungenen Präparaten hat die interfibrilläre Zellsubstanz fast gar keine Farbe angenommen, während die Fasern intensiv blau gefärbt sind. Man kann darum kein klares Bild über die Form und Grösse der Zellen und ihrer Intercellularräume gewinnen. Die Fasern erscheinen als eine selbstständige Differenzirung in den Zellkörpern und man begreift Ranvier, wenn er diesbezüglich schreibt: „On ne doit par les considérer comme des fils protoplasmiques, mais bien comme des fibres formées, ayant une signification fonctionelle spéciale, relative, par exemple à la solidité du revêtement épithelial de la peau."

Dennoch vermag ich diesem Gedankengange nicht zu folgen. Es scheint mir vielmehr höchst wahrscheinlich, dass wir gerade an den epithelialen Zellen ein augenfälliges Beispiel für die Richtigkeit der Flemming'schen Theorie bezüglich des filaren Baues der Zelle vor uns haben und dass also jene Fasern als Protoplasma in der engsten Bedeutung des Wortes (im Sinne Kupffer's) zu bezeichnen wären. Bei einem geringeren Grade der Entfärbung der Präparate kann man neben den besonders stark hervortretenden Fasern auch noch die Grundsubstanz der Zelle blau gefärbt erhalten. Auch diese zeigt ein — wenn auch undeutliches — streifiges Aussehen, und ich halte darum die Ansicht für gerechtfertigt, dass jene Protoplasmafasern nur Theile der Filarsubstanz des Zellkörpers darstellen, welche wegen ihrer besonderen Funktion auch einen besonderen Grad von Ausbildung erlangt haben. Ich glaube, dass eine lückenlose Reihe

1) Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft 1893, Discussion zum Vortrage Beneke's (3).

zwischen den derbsten, intensiv gefärbten und den feinsten, kaum wahrnehmbaren Fäserchen existirt. Uebrigens ist auch Flemming derselben Meinung, da er in seinem Referat über den Zellbau (21) die Kromayer'sche Beobachtung unter den Belegen für die Fadengerüst-Theorie aufführt.

Auf die Anordnung und den Verlauf der Fasern innerhalb der Zellen will ich nicht näher eingehen, sondern diesbezüglich auf die Arbeiten von Ranvier, Renaut (54), Ramon y Cajal (10), Kromayer u. A. verweisen. Dagegen kann ich nicht umhin, den extracellulären Antheil derselben nochmals einer Beschreibung zu unterwerfen, da die Lehre betreffs der Intercellularbrücken von Manille Ide (30) in einer ausführlichen, bisher noch nicht gebührend widerlegten Arbeit angegriffen worden ist. Dieser Autor glaubt nämlich zu finden, dass die Epithelzellen von einer Membran umschlossen seien, in welcher Fasern verlaufen, von deren Knotenpunkten sich die Intercellularbrücken erheben, sodass auch diese letzteren Theile der Zellmembran darstellten. Beweisend für seine Ansicht hält er Oberflächenbilder von Epithelzellen, welche keine Punktirung, sondern ein Netzwerk von Linien zeigen. Nun ist zwar schon von älteren Autoren wie Bizzozero und Ranvier darauf hingewiesen worden, dass man bei Betrachtung der Epithelzellen von der Fläche thatsächlich Punkte sehe, ich möchte aber zur Entkräftung der Behauptung Ide's noch einmal einige Befunde mittheilen, welche diese Ansicht zu stützen geeignet sind.

Fig. 2 zeigt einige Zellen aus dem Epithel des Zahnfleisches eines 5monatlichen, menschlichen Foetus[1]. Man sieht hier das Innere der Zelle hell, nur von wenigen feinen Fasern durchzogen. An der Peripherie erscheint eine dunkle Linie, von welcher zahlreiche, ziemlich breite, bei Hämatoxylin-Eosin-Färbung dunkelrothe Intercellularbrücken ausgehen. Jede von ihnen trägt in der Mitte ein Knöpfchen. Die Breite der Intercellularbrücken in diesem Gewebe, welchem bezüglich des Baues nach meinen Erfahrungen die Lippe und Scheide erwachsener Personen angereiht werden müssen, beweist die Richtigkeit der von Ranvier und Cajal gemachten Annahme, dass die Brücken ausser den

1) Das betreffende Stück verdanke ich der Güte von Herrn Professor Schaffer.

Fasern auch noch aus einem Mantel nicht differencirten Protoplasma's bestehen. Denn sollten jene aus den Fasern allein aufgebaut sein, so müssten sich die Epithelzellen von breiten Fasern durchsetzt zeigen. Dies ist jedoch nicht der Fall. An Präparaten der Scheide, die nach Weigert gefärbt sind, erscheinen die Intercellularbrücken intensiv blau, während in den Zellen nur wenige und sehr feine, schwach blau gefärbte Gebilde zu erkennen sind. Wollte man nicht in Analogie mit den Verhältnissen an der äusseren Haut schliessen, dass auch hier das Centrum der Stachel von einer Faser eingenommen wird, so wäre man durch den Anblick jener Zellen allein zur Annahme genöthigt, dass die Intercellularbrücken ausschliesslich von der äusseren verdichteten Protoplasmazone gebildet werden. Wenn somit die Anschauung Ide's in Bezug auf das Vorhandensein einer Zellmembran recht wohl discutirbar ist, so lässt sich anderseits leicht nachweisen, dass seine Angaben bezüglich des Baues einer solchen auf Irrthümern beruhen. Man sieht nämlich auf Fig. 2 neben den querdurchschnittenen Zellen auch eine solche, deren Oberfläche in den Schnitt gefallen ist und sich als getüpfelt darstellt. Das Präparat ist wie die meisten Abbildungen mit Zeiss Apochromat 2 mm, Compens. Ocular 8 gezeichnet worden. Zwischen den Punkten sind absolut keine Fasern wahrzunehmen. Wenn Ide solche beschrieb, so kann er sich auf zweierlei Weise haben täuschen lassen. Einmal kommt es gar nicht selten vor, dass die Stacheln nicht senkrecht, sondern schräg von der Zelloberfläche sich erheben. Betrachtet man nun eine derartige geneigte Faser von oben, so wird sie nicht als Punkt, sondern als Linie erscheinen und nur durch die genaueste Handhabung der Mikrometerschraube ist man im Stande zu entscheiden, dass die beobachtete Linie nicht auf der Oberfläche der Zelle sich befindet, sondern schräg zu ihr geneigt ist. Es kommt aber noch ein zweites Moment in Betracht, das gleichfalls hier Berücksichtigung verdient.

Auf Fig. 1 sieht man bei a zwischen einer Reihe von 4 Knöpfen eine Verbindungslinie. Viel deutlicher erscheinen diese Verbindungslinien an den Zellen aus Epithelialcarcinomen. Durch meinen Freund, Herrn Dr. Spechtenhauser, habe ich ein Carcinom der Unterlippe erhalten, welches sofort nach der Operation in Picrinsäure-Sublimat fixirt wurde. An Schnitten durch dasselbe, die mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt waren, sieht man

die Intercellularbrücken in besonderer Grösse und kann sich mit Leichtigkeit überzeugen, dass auf lange Strecken hin die Knötchen in denselben durch Fasern verbunden sind (Fig. 3 u. 4). Von der Fläche betrachtet wird eine derartige Epithelzelle von einem Netz überzogen erscheinen, dessen Knotenpunkte von den bekannten Anschwellungen der Zellbrücken gebildet werden. Auf Fig. 5 habe ich eine derartige Zelle mit stellenweise gefeldeter Oberfläche dargestellt und glaube, dass bei der Erklärung der darauf sichtbaren Linien beide angeführten Möglichkeiten herangezogen werden müssen. Jedenfalls sind aber diese Linien viel zarter als diejenigen, welche von Ide nach Schnitten durch den Blättermagen von Kalbsföten abgebildet worden sind. Auch Kölliker gibt in seinem Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., an, dass er am Mundhöhlenepithel von Embryonen die Intercellularbrücken ausgezeichnet schön sehe und bei den stärksten Vergrösserungen Andeutungen einer netzförmigen Verbindung der Ausgangspunkte der Zellenausläufer an der Oberfläche der Zelle finde. Doch seien dieselben lange nicht so deutlich und scharf gezeichnet wie Ide sie darstelle.

Soweit ich im Laufe dieser Untersuchungen die Litteratur über die Histologie der Epidermis kennen gelernt habe, glaube ich, dass jene Fasern zwischen den Knötchen noch nicht beschrieben sind und will ihnen darum einige Zeilen theoretischen Inhalts widmen.

Zunächst muss ich hervorheben, dass man zuweilen findet, dass jene Verbindungslinie zwischen den Knötchen nicht immer eine Faser ist, sondern ab und zu auch den Querschnitt einer Membran darstellt, da sie sich bei genauer Einstellung mit der Micrometerschraube durch die ganze Dicke des Schnittes verfolgen lässt. Auf Fig. 3 u. 4 liegt zwischen den Epithelzellen bei *R.* ein rothes Blutkörperchen, wie auch im ganzen übrigen Präparat zahlreiche rothe Blutkörperchen theils im Bindegewebe, theils zwischen den Carcinomzellen eingestreut sind. Man kann nun gar nicht selten sehen, dass mehrere Blutkörperchen tief zwischen die Carcinomzellen eingeschoben sind und dabei zwischen Zelle und Membran zu liegen kommen. Die Intercellularbrücken von der Zelloberfläche bis zu den Knötchen fehlen an solchen Stellen ganz, indem sie entweder eingezogen oder abgerissen sind. Die Verbindungslinie zwischen den Knötchen ist dagegen wohl

erhalten und documentirt dadurch wohl am besten, dass sie nicht eine Faser, sondern den Querschnitt einer Membran bedeutet, dass zwischen ihr und der 2. zugehörigen Zelle keine Blutkörperchen sich befinden und die Intercellularbrücken intakt sind.

Es handelt sich hier demnach um eine bald nur rudimentäre, bald wohlentwickelte Scheidewand zwischen den Epithelzellen. Reinke (53) hat die Vermuthung ausgesprochen, dass die Verdickungen in den Intercellularbrücken multiple Zwischenkörperchen vorstellten. Da Flemming (20) bekanntlich die Zwischenkörper als Homologa der pflanzlichen Zellplatte auffasst, ich aber hier in der That eine Membran zwischen den Zellen nachweisen kann, so scheint hierdurch die Ansicht Reinke's eine Unterstützung zu erhalten. Wenn ich aber auch anerkenne, dass hier eine Zellplattenbildung vorliegt, welche mit der bei Pflanzen beobachteten im Princip übereinstimmt, so möchte ich doch gegenüber der Reinke'schen Deutung der Intercellularknoten einige Bedenken erheben.

Wir dürfen nach den Auseinandersetzungen Flemming's und den sorgfältigen Beobachtungen Kostanecki's (33) nur diejenigen, in der Aequatorialebene liegenden Körperchen als Zwischenkörper bezeichnen, welche in den Spindelfasern auftreten und in offenbarer Beziehung zur Einschnürung und Halbirung der Centralspindel stehen. In unserem Falle aber liegen die Knötchen in protoplasmatischen Fasern, in der ganzen Ausdehnung der Berührungsebene zweier Zellen. Ich glaube darum vielmehr, dass sie jenen Verdickungen entsprechen, welche von Strasburger (63) als Dermatosomen bezeichnet worden sind und theils in den primären Spindelfasern, vor allem aber in Fasern auftreten, welche aus dem Cytoplasma gebildet werden und sich den Fäden der Centralspindel secundär angliedern. Durch Zusammenfliessen jener Dermatosomen entsteht zunächst die Zellplatte, weiterhin die Zellmembran.

Auch bezüglich thierischer Zellen wurden, besonders von Carnoy (11), Beobachtungen mitgetheilt, welche mit der Zellplattenbildung bei Pflanzen durchaus übereinstimmen und erkennen lassen, dass die Zellplatte auch hier durch Zusammenfliessen von Verdickungen entsteht, welche in äusserst feinen Protoplasmafasern auftreten. Bei Nematodeneiern bildet sich die Membran — analog wie bei Spirogyra und entgegengesetzt dem Verhalten bei

höheren Pflanzen — zunächst an der Peripherie und schreitet von da gegen die Mitte der Zelle fort. Der periphere Theil erscheint hier schon an Zellen, die sich im Stadium des Muttersternes befinden, sodass man mit Bestimmtheit jede Betheiligung der Fasern der Centralspindel bei ihrer Entstehung ausschliessen kann. Es scheint mir darum nicht unwahrscheinlich, dass, sowohl bei Thieren wie bei Pflanzen, die äquatoriale Verdickung der Centralspindelfasern bei der Bildung der Zellplatte eine minder wichtige Rolle spielt als man bisher anzunehmen geneigt war. Vielmehr dürften hierbei vor allem jene Fasern in Betracht kommen, welche ausserhalb der Centralspindel, im Protoplasma verlaufen. Da demnach die Knötchen in den Intercellularbrücken ein thatsächliches Aequivalent der pflanzlichen Zellplatte darstellen, dürfte es angezeigt sein, ihnen den gleichen Namen beizulegen, welchen die Botaniker für die Verdickungen in den Verbindungsfasern gebrauchen und sie auch als Dermatosomen zu bezeichnen.

Nachdem ich Aussehen und Bedeutung der Intercellularbrücken und Knötchen beschrieben habe, möchte ich noch in Kürze ihre Funktion erörtern. Wie ich schon früher erwähnt habe, hat Ranvier die Knötchen als elastische Organe betrachtet, welche geeignet wären, die Erweiterung und Verengerung der Intercellularräume zu bewirken. Gegen diese Auffassung spricht aber die Thatsache, dass gewisse Epithelien keine Dermatosomen in Mitte ihrer Intercellularbrücken besitzen und ihre Zellen dennoch die Stacheln in sehr ausgiebigem Maasse zu verlängern und zu verkürzen vermögen. Ich erinnere nur an die Epithelien der Amphibienlarven und an die darauf Bezug nehmenden Arbeiten von Peremeschko (43), Mitrophanow (42), Pfitzner (44), Cohn (12) und Flemming (22). Wenn aber auch in der Haut der Larven keine Dermatosomen existiren, so lassen sich doch beim erwachsenen Thiere solche stellenweise nachweisen. Die Epidermis von Salamandra maculosa zeigt in besonders schöner Weise den fibrillären Bau. Die Kerne sind bekanntlich sehr gross, der Zellmantel um dieselben nur schmal und von feinen, gestreckt verlaufenden Fasern dicht durchzogen. Die meisten Fasern entbehren der Knötchen, ab und zu aber sieht man zwischen 2 Zellen eine continuirliche Reihe derselben. Die Intercellularräume sind in beiden Fällen gleich breit; ich muss daraus den Schluss ziehen, dass die Knötchen wohl nicht

jene Bedeutung besitzen, welche ihnen Ranvier zugeschrieben hat, sondern glaube vielmehr, dass sie nur nach ihrer Genese betrachtet werden dürfen und demnach als mehr weniger fixe Grenzpunkte einer Zelle aufzufassen sind.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch über ein Experiment berichten, welches ich schon vor 2 Jahren als Beitrag zur Lösung der Frage nach der Herkunft des epithelialen Pigmentes ausgeführt habe, weil es in besonders klarer Weise den hohen Grad von Beweglichkeit demonstrirt, dessen sich die einzelnen Epithelzellen innerhalb ihres Verbandes erfreuen. Da ich aus äusseren Gründen in der nächsten Zeit verhindert bin, die begonnenen Untersuchungen zur Lehre von der Pigmentbildung fortzusetzen, möge die Mittheilung hierüber an dieser Stelle Platz finden.

Die meisten derjenigen Autoren, welche den Epithelzellen die Fähigkeit absprechen, selbstständig Pigment zu bilden, schliessen sich der sogenannten Einschleppungstheorie an, welche zuerst von Riehl (56) aufgestellt wurde und annimmt, dass pigmentirte Wanderzellen in das Epithel eintreten und ihre Körnchen an die Epithelzellen abgeben. Es müssten aber die Epithelzellen einen gewissen Grad amöboider Beweglichkeit besitzen, indem sie, ähnlich wie Leucocyten, im Stande wären, fremde corpusculäre Elemente in ihren Körper aufzunehmen. Eine solche Fähigkeit hat auch Riehl vorausgesetzt, indem er den Uebergang der Farbstoff-Körnchen aus den verästigten Pigmentzellen in die Zellen der Haarrinde mit der Art vergleicht, wie Amoeben Farbkörnchen aus dem umgebenden Wasser in ihren Protoplasmaleib aufnehmen. Ein Beweis für diese Ansicht wurde bisher nicht erbracht und so habe ich versucht, durch ein Experiment zu entscheiden, ob überhaupt eine Aufnahme fester Bestandtheile durch die Epithelzellen stattfinden könne.

Zu diesem Zwecke wurde einem erwachsenen Salamander eine Pravaz'sche Spritze voll einer Suspension von Carmin in physiologischer Kochsalzlösung unter die Haut injicirt. Nach Verlauf mehrerer Tage wurde das Thier getödtet und das betreffende Hautstück in Picrin-Sublimat gebracht, später eingebettet, geschnitten und gefärbt. Im Präparat sah man, entsprechend der Einstichstelle, einen langen, am Ende gespaltenen Epithelzapfen, welcher in die Cutis eingewuchert war. Freie Carminkörnchen lagen weder in der Cutis noch in der Epidermis, da-

gegen fand ich an beiden Orten Zellen, welche mit Carminkörnchen vollgepfropft waren und sowohl durch ihre Gestalt, wie in Folge des Gehalts an Pigment, durch welchen sich einzelne von ihnen auszeichneten, ihre Natur als Leucocyten erkennen liessen. Ausser diesen Zellen enthielten auch mehrere zweifellose Epithelzellen Carminkörner. Die Körnchen konnten entweder durch den Lymphstrom in die Intercellularlücken eingeschwemmt oder durch Leucocyten in's Epithel transportirt worden sein. Auf jeden Fall aber beweist diese Untersuchung zur Genüge, dass die Epithelzellen thatsächlich jenen Grad von Beweglichkeit besitzen, den Riehl von ihnen erwartet.

Obwohl dieser Versuch sehr zu Gunsten der Einschleppungstheorie spricht, muss ich doch beifügen, dass ich nach wie vor (47) an der epithelialen Herkunft des Pigments festhalte, da ja hierdurch jene Momente, auf Grund deren den Epithelzellen eine selbstständige Pigmentbildung zugesprochen werden muss, nicht widerlegt werden.

II.

Wenn wir von Verhornung der Epidermis sprechen, so müssen wir sowohl in Hinblick auf die sich dabei abspielenden Veränderungen als auch in Bezug auf das Resultat derselben zwei verschiedene Entstehungsweisen und danach auch 2 Kategorien von Oberhautgebilden unterscheiden. In die eine Gruppe gehören diejenigen, welche aus total verhornten Zellen aufgebaut sind, in die 2. alle jene, bei welchen nur die äusserste Peripherie der Zellen in Hornsubstanz umgewandelt ist. Renaut (54) hat die Umwandlung der Epidermiszellen in solche der 1. Kategorie als évolution cornée, die Bildung der bloss mit einer Hornmembran versehenen Zellen als évolution épidermique bezeichnet. Ich will mich nun zunächst mit jenen Veränderungen des Protoplasmas und vor allem der Kerne beschäftigen, welche an soliden Hornzellen auftreten.

Als Objekte meiner Untersuchungen dienten mir Haare von Menschen und Thieren, Dunenfedern des Hühnchens und Krallen eines Kätzchens[1]).

1) Obwohl ich durch die Güte der Herrn Professoren des Thierarznei-Institutes auch Material zur Untersuchung der Verhornung der Hufe erhalten habe, bin ich doch von einer eingehenden Bearbeitung

Betrachten wir zunächst einen Längsschnitt durch ein Haar, so sehen wir die im Haarbulbus gelegenen Rindenzellen, welche nur wenig von ihrer Matrix entfernt sind, als grosse, ziemlich breite Gebilde, welche von leicht wellenförmig verlaufenden Fasern durchzogen werden. Je weiter sich die Zellen von der Basis des Haarknopfes entfernen, um so schmäler werden sie, um so deutlicher tritt ihre Längsstreifung hervor und um so gestreckter werden die Linien derselben. Dabei gehen auch die Kerne bestimmte Veränderungen ein, welche ich sogleich näher besprechen werde, bis sie schliesslich mit Kernfärbemitteln nicht mehr darstellbar werden und die ganze Zelle in einen spindeligen Körper umgewandelt ist, der aus Fasern und einer Zwischensubstanz, die einen centralen Kernrest umschliessen, besteht. In diesem Endstadium der Verhornung nehmen die Zellen bei Anwendung der gewöhnlichen Tinktionsmethoden gar keinen Farbstoff mehr an. Dagegen zeigen sie in einem Zwischenstadium die Eigenthümlichkeit, sich mit Eosin in toto stark zu färben. Während die tiefsten protoplasmatischen Zellen wie gewöhnlich nur einen blass-rothen Ton annehmen, erscheinen die darüber liegenden intensiv roth, mit einem Stich in's Gelbe. Die Farbe blasst nach oben zu allmählich ab.

Auf dieses Verhalten haben schon früher v. Brunn (8), Günther (24) und Reinke (52) aufmerksam gemacht. An ganz dünnen Schnitten findet jedoch dieser letztere, dass sich nicht die Haarzelle in toto, sondern nur die verhornenden Fibrillen gefärbt haben. Die Differenz in unseren Angaben dürfte wohl nur in den verschiedenen Methoden ihren Grund haben, indem Eosin ja an und für sich die Tendenz hat, eine diffuse Protoplasmafärbung hervorzurufen, während Saffranin und Gentiana, deren sich Reinke bediente, als specifische Tinktionsmittel für Fibrillen betrachtet werden dürfen. Dasselbe tinktorielle Verhalten, sowie die gleiche Metamorphose ihres Zellkörpers wie die Rindenzellen der Haare lassen sich auch für diejenigen

---

desselben abgestanden, da ich alsbald erkannte, dass auch hier keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den an anderen Orten beobachteten Gebilden vorlägen. Für die Bereitwilligkeit, mit welcher die Herren Profs. Czokor und Storch meiner Bitte um Material entgegenkamen, erlaube ich mir hiermit meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Zellen ermitteln, welche die Rindensubstanz der Hauptstrahlen und die Nebenstrahlen bei den Dunenfedern zusammensetzen.

An Präparaten der Kopfhaut, die in Pikrinsäure-Sublimat gehärtet und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt sind, erscheinen die Kerne der Haarzellen in den tiefsten Lagen als ovale Gebilde von beträchtlichem Breitendurchmesser. Ihre chromatische Membran ist gut ausgesprochen, gleichmässig dick und trägt nur ab und zu körnige Auflagerungen. Der sichtbare Inhalt des Kernes ist sehr spärlich, und besteht nur aus einigen wenigen gröberen Chromatinmassen und vereinzelten Verbindungsfäden derselben, in denen kleinere chromatische Kugeln gelegen sind. In keinem Stadium der nachfolgenden Degeneration lässt sich das Auftreten irgend welcher morphotischer Gebilde nachweisen, welchen etwa eine besondere Rolle bei der Verhornung zugeschrieben werden müsste. Es lässt sich vielmehr ein continuirlicher Uebergang des weichen Protoplasmas in spröde Hornsubstanz verfolgen, wobei die einzig sichtbare Veränderung in einer Verkleinerung des Volumens der Zelle besteht. Wie ich dem Lehrbuche von Hoppe-Seyler und Thierfelder entnehme, steht das Keratin in seiner Zusammensetzung den Eiweisskörpern sehr nahe, so dass es mit dem Elastin und Collagen unter die albuminoiden Substanzen eingereiht werden muss. Man wird es darum als ein direktes Umwandlungsprodukt der Eiweisskörper betrachten müssen; und wenn beispielsweise aus einer Protoplasmafaser eine Hornfibrille wird, wie dies bei der Verhornung der Rindensubstanz des Haares und der Feder der Fall ist, so geschieht dies in der Weise, dass sich der Eiweisskörper der ersteren in den albuminoiden der letzteren umwandelt[1]). Von dieser Umwandlung wird jedoch nicht die Protoplasmafaser allein, sondern auch die interfibrilläre Substanz und wahrscheinlich auch die intercellulare Kittmasse betroffen. Ob jedoch bei allen diesen Metamorphosen das gleiche Keratin gebildet wird, ist wieder eine andere Frage. Soviel aber steht jedenfalls fest, dass Horn-

1) Eine ganz analoge Lehre hat Unna auf dem III. internationalen dermatologischen Congress vorgetragen. Ich erfuhr hiervon erst, nachdem meine Arbeit bereits dem Drucke übergeben war, durch das offizielle Referat von Elkind in Nr. 37 der Wiener klinischen Wochenschrift. Nach diesem wurde Unna durch seine Beobachtungen zu dem Schlusse geführt, dass das Keratin Protoplasma sei mit für die Structur und Constitution unwesentlichen Veränderungen.

substanz nur dort auftritt, wo früher Eiweisskörper waren und hierbei auch die Gestalten beibehält, welche diese in der lebenden Zelle besessen haben. Darum scheint es mir vollkommen falsch, wenn Körnchen, die in verhornenden Zellen auftreten, als Hornsubstanz κατ' ἐξοχήν bezeichnet werden. Dieses Fehlers haben sich Zabludowsky (69), Zander (70), Grosse (23) und Ernst (16) schuldig gemacht. Erstere haben die Keratohyalin-Körner des Stratum granulosum geradezu als Hornsubstanz angesprochen, ein Irrthum, der schon auf Grund chemischer Reactionen von Unna, Behn (2) und Blaschko (7) richtig gestellt worden ist. Letzterer fand an Schnitten, die von einem in Alkohol gehärteten papillösen Epitheliom stammten und nach der Methode v. Giesons mit Hämatoxylin, Picrinsäure und Säurefuchsin gefärbt waren, neben dem Keratohyalin, welches eine schwarzblaue Farbe angenommen hatte, noch grosse Tropfen, welche leuchtend roth erschienen. Aus diesem Verhalten schliesst Ernst, dass hier echtes Keratin vorläge. Ich muss gestehn, dass mir diese Behauptung zu wenig begründet erscheint. Ihre Keratinnatur wäre nur dann sichergestellt, wenn ihr Verhalten nicht bloss gegen Farbstoffe, sondern auch gegen Säuren, Alkalien und Verdauungsflüssigkeiten geprüft und mit zweifelloser Hornsubstanz übereinstimmend gefunden worden wäre. Die Ausführung dieser Reactionen hat jedoch Ernst leider unterlassen. Nach Lage und Form jener Tropfen möchte ich am ehesten zur Annahme hinneigen, dass sie durch Umwandlung und Confluenz der Keratohyalin-Körner entstanden sind. Nun müssen diese zwar nach den von Ebner bereits vor 20 Jahren angestellten Beobachtungen den Eiweisskörpern zugerechnet werden, und es würde somit die als Vorstadium des Keratins postulirte Eiweisssubstanz hier in der That vorhanden sein; trotzdem möchte ich die Möglichkeit vollkommen ausschliessen, dass aus Keratohyalin jemals echte Hornsubstanz gebildet werde. Es würde die Darstellung zu sehr compliciren, wollte ich schon jetzt die Gründe für diese Anschauung auseinandersetzen. Doch weiss ich mich in derselben mit den meisten Autoren, die sich mit der Verhornung der Oberhaut beschäftigt haben, eins und möchte mit Unna die Keratohyalinbildung nur als eine Begleiterscheinung derselben betrachten.

Wende ich mich nach dieser kleinen Abschweifung wieder

den verhornenden Haarrindenzellen zu, so scheint es mir vor allem nothwendig, den Veränderungen der Kerne eine eingehende Beschreibung zu widmen. Die Processe, welche sich in ihnen abspielen, sind deshalb von besonderem Interesse, weil man die gleichen Degenerationsformen auch bei anderen, unter analogen Verhältnissen degenerirenden Kernen von Epithelzellen nachweisen kann. Es existiren darüber zwar bereits einige zutreffende Angaben, unter welchen vor allem die von Waldeyer (68) hervorgehoben werden müssen; doch sind dieselben alle so kurz gehalten, dass es mir nicht überflüssig erscheint, jene Processe an der Hand guter Abbildungen nochmals zu erörtern.

Bei beginnender Degeneration fällt zunächst in's Auge, dass der Kern schmäler wird, während er sich in seinem Längendurchmesser nicht verändert. Diese Verschmälerung des Kernes ist eine Theilerscheinung der Verkleinerung der ganzen Zelle, welche ich bereits oben erwähnt habe. Das Chromatin erscheint unter der Gestalt kleiner Kugeln, welche, zu Gruppen zusammengelagert, theils an der Kernmembran, theils im Innern des Kernes vertheilt sind (Fig. 7). Diese kleinen Kügelchen lassen sich aber nur bei Anwendung einer Immersionslinse distinct erkennen, bei schwächerer Vergrösserung dagegen scheint der Kern von derben Balken durchzogen. Es hat das Kerngerüst somit eine Umlagerung erfahren, welche wir nach Pfitzner (45) als morphologische Deconstitution des Zellkerns bezeichnen dürfen.

In diesem Sinne schreitet die Veränderung allmählich fort: der Kern wird immer dünner, wodurch die Chromatinkörner einander immer näher treten; die achromatischen Verbindungsfäden der Körner, die noch im Vorstadium gut zu sehen waren, werden undeutlich, die Körner selbst aber gleichzeitig in ihrem Volumen verkleinert (Fig. 8).

Nun tritt aber eine Aenderung des Aggregatzustandes des Chromatins ein. Die Contouren der Körnchen werden nämlich weniger scharf und die Kerne weiterhin von einer homogenen Masse erfüllt, welche nach ihrem tinctoriellen Verhalten noch als Chromatin bezeichnet werden muss und jedenfalls durch Zusammenfliessen der getrennten Körner entstanden ist (Fig. 9 und 10).

Dieses Stadium besitzt aber nur eine kurze Dauer, denn bald verliert das Chromatin seine Affinität zu Kernfärbemitteln

und nimmt nur mehr eine Färbung durch Eosin an. Die Kerne erscheinen demnach als homogene rothe Streifen. Man kann sie unter diesem Aussehen noch ein gutes Stück im Haar verfolgen, schliesslich aber entziehen sie sich der Beobachtung, indem sie auch die Annahme des Eosins verweigern. Dass sie trotzdem nicht gänzlich schwinden, geht daraus hervor, dass an den isolirten Spindelzellen ein centraler, dunkler Streifen sichtbar ist, und dass nach den Beobachtungen von Kölliker (32) die Kerne sogar „durch Zerreiben in Natron gekochter weisser Haare" für sich darstellbar sind.

Dieselben Veränderungen, in der gleichen Reihenfolge, wie ich sie hier für die Kerne in der Haarrinde beschrieben habe, lassen sich auch für eine Anzahl anderer Epithelgewebe ermitteln. Auf den Fig 11—13 habe ich die Veränderungen in den verhornenden Zellen der Krallenplatte eines Kätzchens dargestellt. Alles, was ich sowohl für die Consolidirung der Protoplasmafasern als in Bezug auf die Degeneration der Kerne im ersten Falle ermittelt habe, lässt sich direkt auf die Zellen der Kralle übertragen.

Das Gleiche gilt für die Dunenfedern des Hühnchens. Das Aussehen der degenerirenden Kerne in den Zellen der Nebenstrahlen ist so durchaus dem der Haarzellen analog, dass ich von einer bildlichen Darstellung derselben absehen zu können glaubte.

Als letztes Beispiel von jener eigenthümlichen Degenerationsform möchte ich endlich noch die Kerne der Linsenfasern nennen, von welchen ich auf Fig. 20—22 Abbildungen gebe [1]). Ueber dieselben haben schon Henle und Pfitzner (44) berichtet und die von ersterem gegebene Beschreibung, welche Pfitzner nur citirt, ohne sie durch eigene Angaben zu ergänzen, stimmt durchaus mit dem überein, was ich selbst zu finden Gelegenheit hatte. Im Gegensatz zu den hellen chromatinarmen Kernen des Haares und der Feder sind hier die normalen Kerne von einem feinfädigen und feinkörnigen Gerüst ausgefüllt, späterhin ver-

1) Das Präparat, wonach dieselben angefertigt wurden, stammt aus dem Besitz von Herrn Dr. v. Aufschnaidter, der die Güte hatte, mir dasselbe zu leihen. Ich erlaube mir hierfür an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

klumpt sich dieses zu gröberen Chromatinmassen, die allmählich zusammenfliessen, sich auch von einander abschnüren können, aber doch stets eine solche Lage beibehalten, dass man daraus schliessen muss, dass sie von einer gemeinsamen Membran umgeben oder von ungefärbten Fäden zusammengehalten werden.

Vergleicht man die Kerndegeneration, wie ich sie im Vorstehenden beschrieben habe, mit den mannigfaltigen Formen sogenannter Chromatolyse, über welche verschiedene Autoren in zahlreichen Arbeiten berichtet haben, so lassen sich in einer Reihe von Punkten Uebereinstimmungen, in einer Reihe anderer dagegen Unterschiede wahrnehmen.

Wenn ich mich zunächst auf die Arbeit Flemming's (19) beziehe, in welcher zum ersten Mal die Degeneration der Kerne des Follikelepithels der Eierstöcke eingehender behandelt und der Ausdruck „Chromatolyse" in die Literatur eingeführt wurde, so ergiebt sich, dass auch in seinem Objekt die Verklumpung des Chromatins vor allem in die Augen springt. Weiterhin aber geht die Begrenzung des Kernes verloren, der Liquor wird mit kleinen, etwas tingirbaren Körnchen durchsetzt und das Liquorgerinnsel selbst zeigt sich meist stärker tingirbar als in normalen Follikeln. Aus dieser Erscheinung glaubt Flemming schliessen zu müssen, „dass bei diesem Vorgang das veränderte, consolidirte Chromatin der Kerne, nachdem der umgebende Zellkörper verquollen und zerfallen ist, selbst zunächst körnig zerfällt, sich im Liquor folliculi vertheilt und allmählich in ihm gelöst wird". Der Modus der Kerndegeneration ist jedenfalls, abgesehen von der Structur der Zellkerne unter normalen Verhältnissen und der äusseren Ursache ihres Absterbens, auch noch von der Art der Substanzen bedingt, welche die Kerne umgeben. Es ist selbstverständlich, dass Kerne, welche in Flüssigkeiten suspendirt sind, wie dies bei denen der Follikelepithelien der Fall ist, leichter einer Auflösung verfallen, als solche, welche von allmählich fester werdenden Massen eingeschlossen werden. Immerhin aber ist der Unterschied zwischen beiden Degenerationsformen und die nachweisliche Lösung des Chromatins im Liquor von solcher Wesentlichkeit, dass es mir nicht passend erscheint, einen Ausdruck, der gerade um dieses letzteren Punktes willen gewählt wurde, für unseren Fall zu adoptiren. Es ist zwar seit Flemming's Publication Brauch, jegliche Art der Kern-

degeneration als Chromatolyse und die hierbei auftretenden, eigenthümlich geformten Chromatinbalken als chromatolytische Figuren zu bezeichnen. Da sich aber die von mir beschriebene Kerndegeneration an Ort und Stelle abspielt und bis zum Schwunde des Kernes führt, ohne dass hierbei eine Einwirkung der äusseren Umgebung nachweislich wäre, möchte ich hierfür lieber einen anderen Ausdruck, etwa das Wort „Karyophtise" angewendet wissen.

In einer kleinen Schrift, der leider bisher noch keine ausführliche Arbeit gefolgt ist, hat Hermann (27) mehrere Gewebe aufgeführt, bei welchen die Kerne nach dem gleichen Typus zu Grunde gehen. Es sind dies die Rinde des Haares, die Geschmacksknospen und das Knorpelgewebe an der Verknöcherungsgrenze. Die Objekte waren in Flemming'schem Gemische fixirt und mit Saffranin-Gentiana gefärbt. Es zeigte sich hierbei, dass an den atrophirenden Kernen eine Vermehrung der sich roth färbenden Kernsubstanz auf Kosten der violetten Platz greife. „Es treten nämlich meist zuerst in der Peripherie des Kernes scharf roth gefärbte, theils rundliche, theils mehr eckige Körnchen auf. Diese werden immer grösser, treten allmählich durch Brücken in Verbindung, sodass es zur Bildung eines plumpen, roth gefärbten Netzwerkes kommt. Hand in Hand damit sind die violett gefärbten Chromatinnetze mehr und mehr geschwunden, an ihrer Stelle ist eben das erwähnte Netz roth gefärbter Substanz getreten. Dieses Stadium ist jedoch nur ein vorübergehendes; die die einzelnen Körnchen verbindenden Arme werden wieder eingezogen, und es zeigt sich nun im Kerne eine grössere oder geringere Anzahl stark lichtbrechender, leuchtend roth gefärbter, tropfenförmiger oder auch zackiger Gebilde".

Vergleicht man diese Beschreibung mit derjenigen, welche ich früher von degenerirenden Haarzellkernen gegeben habe, die mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt waren, so ergiebt sich im grossen Ganzen eine Uebereinstimmung. Nur scheint es Hermann entgangen zu sein, dass die Schollen und Balken degenerirender Kerne aus winzigen Körnchen hervorgehen, welche confluiren, niemals aber durch Wachsthum sich vergrössern. Die Schuld daran dürfte die angewandte Methode tragen, durch welche sich offenbar die Körnchen von der zwischen ihnen gelegenen Substanz nicht unterscheiden liessen. In Ergänzung meiner früheren

Angaben möchte ich hier aber noch einfügen, dass sich auch an Hämatoxylin-Eosin-Präparaten eine Unterscheidung zwischen dem Chromatin normaler Kerne und dem degenerirender wahrnehmen lässt. Letzteres färbt sich nämlich schwarzblau, während das erstere einen helleren violetten Ton annimmt. So erschienen beispielsweise die Körnchen auf Fig. 7 und 8 tief dunkelblau, während der grosse Chromatinklumpen auf Fig. 6 violett tingirt ist. Die Farbendifferenz ist die gleiche, welche die Bleistiftzeichnung in Bezug auf den grauen Ton erkennen lässt.

Da die Nucleolen die gleiche Vorliebe für das Saffranin zeigen wie das Chromatin degenerirender Kerne, so glaubt Hermann in gewissem Sinne sagen zu können, dass jene Kerne polynucleolär würden. Aus der Färbung mit Hämatoxylin-Eosin ergiebt sich aber, dass die bei der Degeneration aus dem Chromatin hervorgehende Substanz nicht dem Pyrenin (F. Schwarz) identisch sein kann, da sich letzteres mit Hämatoxylin nur sehr schwach, mit Eosin intensiv färbt. Dagegen besitzen bekanntlich die karyokinetischen Figuren bei Saffranin-Gentiana-Färbung die Eigenschaft, eine intensiv rothe Farbe anzunehmen. Ausser dieser Uebereinstimmung in der Färbung zeigen karyokinetische und chromatophtisische resp. chromatolytische Figuren auch noch in dem Punkte einer Analogie, dass ihr Chromatin gegenüber dem Zustand im ruhenden Kern eine Vermehrung zeigt. Es scheint mir darum nicht unwahrscheinlich, dass in beiden — einander scheinbar entgegengesetzten Fällen — das Chromatin des ruhenden Kernes die gleiche Umwandlung erfahren hat.

Was dieses letztere Moment, die Vermehrung des Chromatins anbelangt, so lässt sich dasselbe leicht durch Vergleich der Figuren nachweisen. Man muss zwar in Rechnung ziehen, dass der normale Kern von einer chromatischen Membran umschlossen wird, welche auch auf der Zeichnung durch eine dunkle Linie ersichtlich gemacht ist, dass hingegen bei der Degeneration diese von F. Schwarz (61) als Amphipyrenin bezeichnete Substanz verschwindet, indem sie sich offenbar bei der Bildung der Körnchen mitbetheiligt; trotzdem aber lässt sich nicht leugnen, dass die Menge des Chromatins absolut zugenommen hat. Es besteht somit jener Zustand, welcher von Klebs (31) zuerst beschrieben und als Hyperchromatose bezeichnet worden ist. Nach den Untersuchungen von Schmaus und Albrecht (58) können

wir zwischen Gerüst- und Kernwand-Hyperchromalose unterscheiden, je nachdem die Chromatinkörnchen im Inneren oder an der Wand des Kernes gelegen sind. Für beide Vertheilungsformen des Chromatins sind unter den auf Tafel XIX abgebildeten Zellkernen Beispiele zu finden. Auch Hermann hat — wie aus der citirten Stelle hervorgeht — häufig eine wandständige Lage der saffranophilen Körner beobachtet. Da aber zwischen den beiden extremsten Fällen der Chromatinvertheilung zahlreiche Uebergänge bestehen, so möchte ich auch — in Uebereinstimmung mit Schmaus und Albrecht — der Lage der Chromatinkörner keine besondere Bedeutung beimessen.

III.

Ich habe im Vorhergehenden gezeigt, dass diejenigen Zellen, welche total verhornen, keine wesentlichen Aenderungen ihrer Structur erfahren. Anders aber verhalten sich jene, bei welchen die Bildung der Hornsubstanz nur an der Peripherie stattfindet. Bei dieser 2. Kategorie von Oberhautgebilden ist der Verhornungsprocess ein viel complicirterer, vor allem aus dem Grunde, weil die Zellen des Stratum Malpighii bekanntlich nicht direkt in die des Stratum corneum übergehen, sondern Zwischenstadien zu durchlaufen haben, welche im Stratum granulosum (Unna) und Stratum lucidum (Oehl) gelegen sind. Gerade diese letzteren Schichten aber bieten dem Verständniss soviel Schwierigkeiten, dass es mir räthlich erscheint, die Darstellung der Verhornung nicht in der Weise zu geben, dass ich die allmähliche Umwandlung der Protoplasma-Zelle in ein Horngebilde schildere, sondern dass ich zunächst den Bau des fertigen Stratum corneum bespreche und den Umwandlungsprocess selbst erst im Anschluss daran erörtere.

Will man sich nur einigermaassen einen Einblick in den Bau des Stratum corneum verschaffen, so ist es nothwendig, dasselbe nach den verschiedensten Methoden zu untersuchen. Es ist geradezu unmöglich, ein Verständniss desselben zu erlangen, sobald man sich auf eine einzige beschränken wollte. Trotzdem ist diese Praxis von verschiedenen Autoren geübt worden; daraus resultiren auch die widersprechenden Angaben, die in der Literatur diesbezüglich enthalten sind[1]).

1) Wer sich über die Technik der Hautuntersuchung orientiren

Die einfachste und gewiss auch älteste Untersuchungsweise des Stratum corneum besteht in der Isolirung der Zellen und der Applikation verschiedenster Reagentien auf dieselben. Es lässt sich dabei feststellen, dass die verhornten Zellen Schüppchen darstellen, die aber, besonders an hochgeschichteter Epidermis, noch sehr deutlich an ihrer Oberfläche die Eindrücke erkennen lassen, welche die umgebenden Zellen an einander hervorbringen. In Bezug auf die äussere Form der verhornten Zellen stimmen auch alle Autoren überein, nur Zander (70) macht die Angabe, dass die Hornzellen von Handteller, Fusssohle und den Beugeseiten der Finger und Zehen eine bläschenförmige Gestalt besitzen. Hat man nur Hautschnitte betrachtet, welche von Präparaten stammen, die in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet waren, so begreift man diese Ansicht. Betrachtet man aber isolirte Zellen oder Schnitte von einem in Alkohol gehärteten Präparate, so ergibt sich, dass die Hornzellen auch an jenen Orten abgeplattet sind, wenn auch allerdings in geringerem Grade als an anderen Stellen. Um den Unterschied in der Einwirkung von Alkohol und Müller'scher Flüssigkeit festzustellen, habe ich kleine Hautstückchen von der Sohle entzwei geschnitten und die eine Hälfte in Müller'scher Flüssigkeit, die andere in Alkohol gehärtet. An Schnitten aus der ersteren Flüssigkeit erschien die Hornschicht doppelt so hoch, als an den Alkoholpräparaten. Zander glaubt, dass der Alkohol die Zellen verzerre und auch Behn (2) schliesst sich dieser Meinung an, „da die Zellen bei dieser Härtung immer mehr oder weniger eingedrückt und eckig erscheinen, niemals aber die oval rhomboide Form zeigen, wie bei Härtung in Kalichromicum". Dass hier das umgekehrte Verhältniss: keine Schrumpfung durch den Alkohol, sondern Quellung durch die Müller'sche Flüssigkeit stattfindet, glaube ich aus 2 Punkten entnehmen zu können. 1. besitzen isolirte Zellen, welche frisch in physiologischer Kochsalzlösung untersucht werden, im Profil niemals jenen Durchmesser, den die Zellen aus Müller'scher Flüssigkeit zeigen. 2. aber findet man an Schnitten frischer,

---

will, möge darüber das Büchlein von Dr. Ledermann und Dr. Ratkowski: Die mikroskopische Technik im Dienste der Dermatologie, Wien u. Leipzig 1894, nachlesen. Es sind darin die von den verschiedenen Forschern angewandten Methoden ausführlich zusammengestellt.

mit keinem Reagens behandelter Haut, dass auch dort die Hornschicht von derselben Breite wie nach Alkoholhärtung ist.

Fig. 23 stellt eine Gruppe frischer, durch Abschaben erhaltener Hornzellen von der Fusssohle dar. Man sieht da in den Zellen zahlreiche feinste Linien; doch lässt es sich wegen der Dünne der Zellen schwer entscheiden, ob sie Fasern im Inneren oder Riffen der Oberfläche darstellen. Setzt man den in $^3/_4$ % Kochsalzlösung suspendirten Zellen Essigsäure zu, so blähen sie sich auf und die vorher eng aneinander liegenden Wände derselben werden voneinander abgehoben. Bei genauer Handhabung der Mikrometerschraube lässt sich dann erkennen, dass die Membranen von Streifen und Punkten besetzt sind und eine homogene Masse einschliessen. Auch an abgeschabten Hornzellen des Oberarms konnte ich bei Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung eine ähnliche äusserst feine Streifung wahrnehmen. Da in diesen Zellen auch bei Behandlung mit Reagentien keine Fasern sichtbar werden, kommen jene Streifen ausschliesslich der Membran zu.

Aehnliche Linien hat Bizzozero (6) an den obersten Zellen des Mundhöhlenepithels beobachtet und konnte gleichfalls nachweisen, dass es sich um Riefen der Oberfläche handle. Die Begrenzung der Zellen ist stellenweise glatt, gar nicht selten aber stehen kurze Zacken aus dem Rande hervor. Ich sah dieselben besonders gut an Hautstücken, die in sehr stark verdünntem Picrocarmin durch 2 Tage macerirt worden waren. Den gleichen Befund hat Unna (66) mitgetheilt, der als Isolationsmittel stark verdünnte Osmiumsäure verwandte. Die Zacken hielt er für Stacheln der Hornmembran. Kölliker sagt in seinem Lehrbuch, dass er zwar nicht im Stande gewesen sei, an isolirten Zellen Fortsätze aufzufinden, wie sie an den Zellen der Malpighischen Schichte vorkommen, wohl aber fand er eine feine und dichte Punktirung, welche er auf eine besondere Structur der Oberfläche zurückführt. Auch die oben erwähnten Linien konnte er bei Betrachtung der Hornplättchen von der Fläche wahrnehmen, verlegt sie aber in's Innere der Zelle. Ich möchte demgegenüber meine Ansicht nochmals dahin präcisiren, dass wenigstens ein Theil jener Linien, welche an den Hornzellen beobachtet werden, sicherlich nur eine Structur der Zelloberfläche darstellt. Doch glaube auch ich, dass nicht alle an den Hornzellen der

Fusssohle sichtbaren Streifen in dieser Weise erklärt werden dürfen. Man sieht nämlich bei wechselnder Einstellung ab und zu an einer Stelle (bei X, Fig. 23) nicht bloss 2, sondern 3 nach verschiedenen Richtungen verlaufende und daher sich kreuzende Liniensysteme; 2 davon dürften der Oberfläche angehören, das 3. dagegen muss im Zellinneren gelegen sein: es müssen Fasern sein, welche die Zelle durchziehen, die aber bei der vorerwähnten Essigsäurebehandlung verblasst sind.

Diejenige Masse, welche den Zellkörper im übrigen ausfüllt, dürfte homogen sein und quillt, wie ich bereits bemerkt habe, in gewissen verdünnten Säuren und Salzlösungen. Setzt man dem frischen Präparat kaustischen Kali zu, so quellen bekanntlich Fasern und Interfilarsubstanz — gleichwie in Essigsäure — auf und die Zelle nähert sich in ihrer Form einer Kugel. Nur ihre äusserste Begrenzung wird nicht zum Quellen gebracht, sondern umschliesst als dünnes Häutchen den verflüssigten Inhalt. Diese Membran, welche auch den Verdauungsflüssigkeiten Widerstand leistet, muss darum als eigentliche Hornsubstanz bezeichnet werden. Ihren feineren Bau untersucht man am besten an Schnitten durch frische oder nur kurze Zeit in Alkohol gehärtete, nicht eingebettete Haut (von der Sohle), welche mit einer Verdauungsflüssigkeit[1]) behandelt und darauf mit Hämatoxylin oder Gentianaviolett stark gefärbt werden. Bei dieser Methode schwinden Cutis und Stratum Malpighii, nur das Stratum corneum bleibt als zarter Schleier übrig. Betrachtet man die Hornmembranen von der Fläche, so erscheinen sie nicht homogen, sondern zeigen gleich wie im frischen Zustand eine theils feinkörnige, vor allem aber feinfädige Structur. Diese Beschaffenheit hat auch Kölliker wenigstens theilweise wahrgenommen, denn er beschreibt an der Membran von Hornzellen, deren Inhalt durch Alkalien zum Quellen gebracht war, eine „zarte, dichteste Punktirung oder Körnelung, wie wenn die Membran aus Körnchen bestünde und mit solchen besetzt wäre". Dagegen scheinen ihm die Streifen in den Zellwänden wohl in Folge der angewandten Methodik entgangen zu sein.

---

1) Als Verdauungsflüssigkeit verwandte ich den Grübler'schen Pepsin-Glycerin-Extract, der mit entsprechenden Mengen von Salzsäure-Wasser verdünnt wurde.

Wende ich mich jetzt der Besprechung von Schnitten zu, so muss ich diejenigen Präparate, welche nach Alkoholhärtung und diejenigen, welche nach Conservirung in Müller'scher Flüssigkeit oder Fixirung in Picrinsäure-Sublimat gewonnen wurden, getrennt beschreiben. Denn, wie bereits bemerkt worden ist, bewirken die verschiedenen Flüssigkeiten verschieden starke Quellungen der Interfilarsubstanz in den Hornzellen. Von dieser Eigenschaft abgesehen stimmen aber die nach verschiedenen Methoden erhaltenen Hautschnitte miteinander überein.

Fertigt man einen dünnen Schnitt durch die Sohlenhaut des Menschen an und färbt denselben nach der Weigert'schen Methode, so erscheinen die Hornzellen tief blau. Zwischen ihnen aber ist ein Netzwerk feiner Linien ungefärbt geblieben, welche, wie man an Fig. 27 und 28 sieht, in die Intercellularspalten des Stratum granulosum und Str. Malpighii übergehen. Da sie auch in Bezug auf ihre Breite und ganze Anordnung mit diesen übereinstimmen, müssen sie wohl als die Intercellularräume in der Hornschichte aufgefasst werden. Dasselbe Bild hat auch Reinke bei Färbung mit Saffranin erhalten, doch glaubt er, dass jene hellen Linien von den farblosen Hornmembranen zweier benachbarter Zellen dargestellt werden. Dagegen spricht aber die Thatsache, dass an Schnitten, welche der Verdauungsmethode unterworfen, dann aber mit Methylviolett gefärbt worden waren, die Hornmembranen, wie ich schon erwähnt habe, eine Farbe angenommen haben. Die hellen Streifen können darum nur von der ungefärbten Kittsubstanz zwischen den Zellen gebildet sein. Unna (66) hat das Vorhandensein einer derartigen Masse ganz in Abrede gestellt. Nur Kölliker hält eine solche für wahrscheinlich und gibt eine Abbildung von Hornzellen, welche meinen Figuren 27 und 28 sehr ähnlich ist.

Ich will noch zwei weitere Momente anführen, welche meine Ansicht hinsichtlich der Existenz einer Kittsubstanz zu stützen geeignet sind. 1. Sieht man nicht nur an Alkoholschnitten, sondern auch an solchen aus Müller'scher Flüssigkeit eine Fortsetzung der Intercellularräume des Strat. granul. in die des Str. lucidum. Färbt man mit Hämatoxylin-Eosin, so erscheinen sie dort wenigstens an Schnitten — von 10—15 μ Dicke — roth gefärbt und sind von gleicher Breite wie im Rete. Will man nicht annehmen, dass die Kittsubstanz in den höheren Schichten des

Stratum corneum durch die Müller'sche Flüssigkeit gelöst wird — was wohl sehr unwahrscheinlich ist — so muss dieselbe auch dort vorhanden sein. Bekanntlich findet man zwischen den Hornzellen ein Netzwerk glänzender Linien, welches man bisher für die verschmolzenen Hornmembranen der aneinander grenzenden Zellen erklärt hat. Die Mitte dieser Linien muss demnach von der Kittsubstanz eingenommen sein, ja ich möchte sogar annehmen, dass dieselbe einen bedeutenderen Antheil von jenen bildet, als die angrenzenden Zellhäute.

2. Lässt sich schon per exclusionem die Existenz von Intercellularräumen und demnach von einer Kittsubstanz erweisen. Ich bitte dabei folgender Ueberlegung Raum zu geben. Der Verlust der Intercellularräume liesse sich nur durch zwei Gründe erklären.

1. Durch Vergrösserung der Zellen während der Verhornung, so dass ihre Grenzen dadurch einander näher gerückt werden.

2. Indem die Hornmembranen nach aussen von den Zellen abgeschieden werden und dadurch die Intercellularräume für sich einnehmen. Die Kittsubstanz müsste in beiden Fällen entweder durch die Zellen verdrängt oder allmählich resorbirt werden.

Die erste Möglichkeit lässt sich aus dem Grunde ausschliessen, weil wir ja durch Behandlung von Alkoholpräparaten mit basischen Anilinfarben in den Stand gesetzt sind, die Zelle in toto diffus zu färben und eine Vergrösserung derselben demnach nicht entgehen könnte.

Bezüglich des 2. Punktes aber kann ich auf das verweisen, was ich im vorhergehenden Abschnitt über die Vorstadien der verhornten Substanzen gesagt habe. Nach jenen Gesetzen, die ich aus den Verhältnissen, unter welchen sich die Verhornung der Haare vollzieht, abgeleitet habe, müssen wir auch in diesem Falle schliessen, dass die Hornmembran keine abgeschiedene Kapsel, sondern die modificirte Rindenschichte der ursprünglich plasmatischen Zelle darstellt. Darauf weist auch ihre feinere Structur hin. Es hat Behn (2) die Vermuthung ausgesprochen, „dass die Mantelverhornung der Zellen der Epidermis nicht im Stratum lucidum oder der nächst höheren Zelllage auftritt, sondern, dass man annehmen muss, dass schon früher, wahrscheinlich mit dem ersten Auftreten des Keratohyalins die Bildung der

Hornmäntel stattfindet.“ Diese Vermuthung vermag ich zu bestätigen. Bringt man Schnitte, die von einer in schwachem Alkohol gehärteten Haut stammen, in die Verdauungsflüssigkeit, so trennt sich alsbald die Epidermis von der Cutis, indem zunächst die Elemente des Stratum Malpighii der Auflösung verfallen. Man findet dann in der Flüssigkeit nur mehr das Stratum corneum, kann aber, wenn die Verdauung nicht allzulange fortgesetzt wurde, in den untersten Zellen desselben, deren Hornmembranen etwas dünner als weiter oben sind, noch Kerne sehen (Fig. 26). Es geht daraus hervor, dass jene Zellen dem Str. Malpighii, speciell dem Str. granulosum zugerechnet werden müssen.

Aehnliche Beobachtungen hat auch Kromayer (35) gemacht. Indem er einem Schnitt durch die frische Haut vorsichtig Verdauungsflüssigkeit zusetzte, gelang es ihm, unter dem Mikroskop die Aufquellung des Zellprotoplasmas zu verfolgen, wobei im Stratum Malpighii ein ähnliches nur viel feineres Netzwerk als in der Hornschichte sichtbar wurde. Aus dieser Erscheinung schliesst er, dass auch die Zellen des Rete von Zellmembranen umgeben werden, dass dieselben das gleiche physikalische und chemische Verhalten wie die der Hornzellen darbieten und sich von diesen nur dadurch unterscheiden, dass ihre Widerstandsfähigkeit gegen Säuren, Alkalien und Verdauungsflüssigkeiten eine quantitativ geringere ist. „Es handelt sich demnach hier um Hornmembranen im jungen, zarten Zustand.“ Wir begegnen somit schon im Strat. Malpighii Zellmembranen neben Intercellularräumen. Sollten jene nur Ausscheidungsproducte des Protoplasmas sein, so müssten die Intercellularräume in dem Maasse enger werden, als sich die Hornmembranen verdicken. Dies lässt sich jedoch nicht nachweisen.

Wenn man aber auch eine Kittsubstanz im Stratum corneum anerkennen muss, so darf man ihr doch nicht dieselbe Beschaffenheit zuschreiben, welche diejenige des Stratum Malp. besitzt. Wie Flemming (22) erst unlängst erörtert hat, werden die Intercellularräume in der unteren Schichte der Epidermis von einer Flüssigkeit ausgefüllt, von der wir durch die Injectionsversuche von A. Key und G. Retzius (55) wissen, dass sie mit den Lymphspalten der Cutis communicirt. Gerade diese letzteren Experimente beweisen jedoch, dass die Kittsubstanz in der Hornschichte

nicht flüssig sein kann, weil die durch Einstich in die Lymphspalten der Haut und Intercellularräume des Str. Malpighii getriebene Masse niemals zwischen die verhornten Zellen eingedrungen war. Ich möchte daraus schliessen, dass die Kittsubsubstanz bei der Verhornung fest wird, wie sich ja auch die Intercellularmasse zwischen den Zellen der Cuticula und Rinde des Haares consolidirt.

In dem Inhalt der Hornzellen lässt sich an Querschnitten von Alkoholpräparaten der Haut wegen der gleichmässig dunklen Farbe, die er bei Anwendung von Anilinfarben annimmt, nichts weiter erkennen. Dagegen lassen sich stellenweise in der Kittstanz feine Fasern nachweisen, welche zwischen zwei benachbarten Zellen ausgespannt sind. Sie sind in den oberen Lagen des Stratum corneum sehr spärlich, häufig ganz fehlend, nehmen nach unten an Menge zu und erscheinen schliesslich an der Basis der Hornschicht als feine Fäden, welche in grosser Zahl und regelmässiger Anordnung die Zellen des Stratum granulosum mit denen des Str. lucidum verbinden. An dieser letzteren Stelle hat schon Ramon y Cajal (10) die Fasern gesehen und sogar abgebildet. In meinem Vortrag, den ich auf dem Berliner anatomischen Congress zu halten Gelegenheit hatte, habe ich sie gleichfalls erwähnt und auch demonstriren können. Bezüglich der Verbindung der Zellen der Hornschicht war ich jedoch noch zu keinem endgültigen Resultat gelangt. Unterdessen ist es mir aber gelungen, auch diese aufzufinden und gebe hiermit auf Fig. 27 eine Abbildung derselben. Die vollkommene Analogie, welche diese Fasern mit den Intercellularbrücken des Stratum Malpighii darbieten, gestattet eine gleiche Deutung derselben. Weiters lässt sich an geeigneten Schnitten — und hier sind nur Flachschnitte verwendbar — der Nachweis führen, dass jene Fasern nur Fortsetzungen von intracellulären Gebilden sind, wie dies auch im Stratum plasmaticum der Fall ist. Fig. 24 stellt eine Hornzelle aus der Sohle des Meerschweinchens dar, welche parallel der Oberfläche geschnitten wurde. Man sieht hier die Zelle in toto blau gefärbt, ausserdem aber Fasern, welche die Zelle durchziehen und mit den Nachbarzellen verknüpfen.

Besonders deutlich findet man die Fasern in den Hornzellen an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit (Fig. 25). Sie sind an solchen auch schon von Zander, Blaschko (7),

Krause (34), Behn, Grosse (23), Kromayer u. A. gesehen worden, haben jedoch abweichende Deutungen erfahren. Während ich sie im Hinblick auf Verlauf und Färbbarkeit als die Protoplasmafasern der Hornzellen bezeichnen möchte, haben sie Zander und Grosse als verhorntes Netzwerk, Behn als Protoplasma-Gerüst, Blaschko hingegen als Fasern aufgefasst, welche durch Verschmelzung der innerhalb der Protoplasmafasern des Strat. granulosum gebildeten Keratohyalin-Körner entstehen sollten.

Eine eigenthümliche Erklärung hat Kromayer den Fasern zu Theil werden lassen. Er betrachtet sie nämlich als Kunstproducte, als Gerinnungserscheinungen, welche von den Fixirungsmitteln im verflüssigsten Inhalt der Hornzellen erzeugt werden. Welcher Art aber sollte der Zellbestandtheil sein, der in Fasern ausgefällt wird? In einer vorläufigen Mittheilung hat Fischer (17) die Wirkung verschiedener gebräuchlicher Fixirungsmittel auf verschiedene Eiweisslösungen besprochen. Er unterscheidet auf Grund seiner Untersuchungen Granula- und Gerinnselbildner. „Zu den ersteren gehören: Pepton und Albumose, bedingungsweise Hämoglobin, Nucleïn und Nucleïnsäure", zur 2. Gruppe müssen Serumalbumin, Eieralbumin, Caseïn, Alkalialbuminat, Paraglobulin und Fibrin gezählt werden. Die Granula sind stets deutliche, verschieden grosse, freiliegende Körper, die Gerinnsel hingegen muss ich nach eigenen Erfahrungen am Eiereiweiss, Blutplasma und Liquor folliculi als undeutlich körnige Massen bezeichnen. Auch sie bestehen — wie Fischer sagt — aus winzigen Körnchen und Kügelchen von kaum sichtbarer Grösse, die zwar manchmal zu feinen, gerüstähnlichen Bildungen verbunden sind, aber doch niemals so regelmässige Fäden zusammensetzen, wie solche auf Fig. 25 abgebildet sind. Aus diesem Grunde erscheint es mir auch höchst unwahrscheinlich, dass der Inhalt der Hornzelle erst durch die Fixirungsflüssigkeiten sein eigenthümliches Aussehen erlangt hätte.

Zu Gunsten der Deutung, welche ich den Fasern geben zu müssen glaube, spricht endlich noch folgender Umstand. Zander hat bekanntlich nach der Form der Hornzellen die Epidermis in 2 Gruppen getheilt. Typus A findet sich — wie ich schon erwähnt habe — auf Handteller und Fusssohle, sowie auf der Beugeseite der Finger und Zehen und besteht aus Horn-

zellen, die bläschenförmig, vielfach übereinander geschichtet und — nach ihm — von einem verhornten Netzwerk erfüllt sind. Typus B überkleidet alle übrigen Körperregionen und soll sich durch gänzlich verhornte, abgeplattete Zellen auszeichnen, welche in nur wenigen Lagen über einander angeordnet sind. Die Irrthümer, welche den Typus A betreffen, habe ich bereits erörtert, aber auch bezüglich des Typus B kann ich nicht zugeben, dass hier total verhornte Zellen im Sinne Zander's vorkommen. Es unterscheidet sich dieser von A nur dadurch, dass die betreffenden Hornzellen fast oder ganz leer sind. An Schnitten findet man daher das Stratum corn. nur aus Zellmembranen und Kittsubstanz zusammengesetzt, während den Zellen jeglicher geformter Inhalt fehlt. Indem hier nun eine regelmässige Aufeinanderfolge der durch Kittsubstanz verbundenen Membranen zweier Hornzellen und der zugehörigen Zellhöhlen vorliegt, glaubte Zander abgeplattete und gänzlich verhornte Zellen vor sich zu haben, welche durch künstlich gebildete Spalten von einander abgehoben wären. Was mag nun den Grund für diese verschiedene Beschaffenheit der Hornzellen abgeben? Vergleichen wir den Bau der Zellen des Stratum Malpighii, wie ich ihn im 1. Abschnitt geschildert habe, mit dem Aussehen der Hornzellen von der Fusssohle, so ergibt sich, dass nur die derben Fasern erhalten bleiben, während die feineren Structuren der protoplasmatischen Zelle bei der Verhornung geschwunden, wahrscheinlich einer Verquellung anheimgefallen sind. Vielleicht ist es ihre festere Consistenz, vielleicht eine andere chemische Constitution, welche die sogenannten Protoplasmafasern vor dem Schicksal der feinen Fibrillen bewahrt hat. Untersucht man nun das Strat. Malpighii jener Hautstellen, welche von Zander dem Typus B zugerechnet werden, so ergibt sich dort nur eine sehr mangelhafte Ausbildung der Protoplasmafasern. Die Zellkörper erscheinen sehr fein fabrillär. Fasern, welche an Dicke und Deutlichkeit denjenigen in der Sohlenhaut gleichkämen, fehlen gänzlich.

Während also bei der Verhornung der Zellen von Typus A die Protoplasmafasern übrig bleiben, schwindet hierbei gewöhnlich der ganze Inhalt der Zelle von Typus *B*, da hier die Verbindungsfasern nur zu einer viel geringeren Mächtigkeit gelangt sind. Wenngleich demnach einige der hervorragendsten Gründe,

welche Zander bewogen haben, die Epidermis in 2 Kategorien zu sondern, nicht stichhaltig sind, so ist es doch wieder aus anderen Gründen practisch, jene Eintheilung beizubehalten. Wir treffen nämlich immer gleichzeitig: hohe Cutispapillen, hochgeschichtetes Stratum Malpighii, deutlich ausgeprägte Protoplasmafasern, dickes Str. corneum und Fasern in den Zellen desselben. Auf der anderen Seite: niedere und unregelmässige Papillen, niederes Str. Malp., fehlende Fasern von grösserer Stärke, dünnes Str. corneum und leere Zellen. Die verschiedene Dicke, welche das Stratum corneum in den beiden Abtheilungen aufweist, dürfte mit der verschiedenen Entwicklung der Protoplasmafasern in Zusammenhang stehen. Denn an jenen Hautstellen, an welchen die Hornzellen durch Fasern verbunden sind, haften sie fest aneinander und lockern sich erst in dem Grade, als die Fasern allmählich rückgebildet werden. Dort aber, wo jene Fasern fehlen, liegen auch die Hornzellen nur lose aneinander, sodass das Stratum corneum niemals eine grössere Dicke erreichen kann.

Die Frage, ob sich die Membranen der Hornzellen auf die Verbindungsfasern fortsetzen und demnach Unna's Ansicht über den Zusammenhang der Zellen mittels kurzer Hornstacheln in modificirter Form zu Rechte bestünde, vermag ich nicht zu entscheiden. Es scheint mir eine derartige Annahme wohl eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, doch ist es mir — ebensowenig wie Behn — gelungen, an verdauten Schnitten Stacheln zu sehen. Die Scheidewände zwischen den Zellen erweisen sich als stark glänzende, vielfach und sehr fein gefaltete Linien, welche aus den beiden Zellmembranen bestehen. Eine Abgrenzung derselben gegen einander liess sich jedoch nicht nachweisen.

IV.

Nachdem ich den feineren Bau der verhornten Zellen beschrieben habe, erübrigt mir nun noch, das Str. lucidum und granulosum zu besprechen und Ursprung, Natur sowie das allmähliche Verschwinden jener eigenthümlichen Substanzen zu erörtern, welchen diese Schichten ihre Namen verdanken. Ehe ich jedoch auf die Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen eingehe, halte ich es für nothwendig, die historische Entwicklung der Begriffe Eleidin und Keratohyalin darzulegen.

Es waren bekanntlich Aufhammer (1) und Langerhans (38), welche unabhängig von einander als erste in den oberen Schichten des Stratum Malpighii Körnchen aufgefunden haben. Während aber ersterer über seine Beobachtungen nur gelegentlich berichtete, studirte Langerhans jene Körnchen genauer, indem er sowohl in Osmiumsäure gehärtete Haut untersuchte als auch Gefrierschnitte anfertigte, welche er in Picrocarmin färbte.

Einige Jahre später beschäftigte sich Unna (65) mit der Frage nach der Verhornung der Epidermis und der Bedeutung jener Körner. Er beobachtete ihr erstes Auftreten in der Nähe des Zellkernes, die allmähliche Anfüllung der Zellen mit den Körnchen und ihr rasches Verschwinden, wobei an ihrer Peripherie ein heller Hof sichtbar wird. Es lag in der angewandten Methodik, dass durch diese Arbeiten zwar unsere Kenntnisse über das Stratum granulosum, nicht aber die bezüglich des Strat. lucidum eine Förderung erfuhren. Unna glaubte sogar, dass im Strat. lucid. die Verhornung bereits beendigt sei, da man an demselben die Haupteigenschaften der Hornsubstanz, Härte und Transparenz, erkennen könne.

Erst Ranvier (49) gelang es, eine flüssige Substanz im Stratum lucidum aufzufinden. Die Methode, deren er sich hierbei bediente, bestand darin, Schnitte, welche einer in Alkohol gehärteten, einer getrockneten oder einer zum Frieren gebrachten Haut entnommen waren, mit ammoniakalischem Picrocarmin zu färben. Er verwandte eine Lösung von 1 : 1000, die in sehr kurzer Zeit die gewünschte Färbung hervorrief.

An derartigen Präparaten zeigte sich das Stratum granul. entsprechend den Angaben von Langerhans und Unna aus zwei oder mehreren Reihen abgeplatteter, körniger und stark roth gefärbter Zellen zusammengesetzt. Mit Hilfe einer starken Vergrösserung liess sich erkennen, dass die rothe Farbe an die Körnchen gebunden war, während der Kern kaum gefärbt erschien. Dieselbe Farbe lassen nun auch Tropfen erkennen, welche über dem Stratum lucidum an der Ober- und Unterfläche des Schnittes frei gelegen sind. Ueber ihre Form schreibt Ranvier wörtlich: „Les gouttes, qui occupent la surface du stratum lucidum sont, les unes petites et disposées en séries qui correspondent aux lits cellulaires dont ce stratum est composé; les autres beaucoup plus volumineuses, semblent provenir de la fu-

sion des premières; elles forment des sortes de flaques à contours sinueux et présentent souvent dans leur intérieur des vacuoles incolores. La substance qui se répand ainsi à la surface du stratum lucidum est évidemment liquide, ella a la réfringence et parait avoir la consistence d'une huile essentielle." Ich habe diesen Absatz aus der Ranvier'schen Arbeit citirt, weil es gewiss von Interesse ist, den Wortlaut der ersten Beschreibung eines hinterher viel discutirten Gegenstandes kennen zu lernen, zweitens aber auch, weil sie so erschöpfend ist, dass auch ein späterer Untersucher nichts anderes vorbringen könnte.

Gestützt auf die gleiche Färbbarkeit der Körnchen und Tropfen hat Ranvier als selbstverständlich angenommen, dass sie auch die gleiche chemische und physikalische Beschaffenheit besässen und bezeichnete beide Formationen als Eleidin, indem er sich bei der Wahl dieses Wortes von dem nachweisbar dickflüssigen Aggregatzustand jener Tropfen leiten liess.

Dieser letzte, wesentliche Punkt in den Ausführungen Ranvier's wurde — 3 Jahre später — von Waldeyer in seiner klassischen Untersuchung über die Histogenese der Horngebilde (68) in Zweifel gezogen. Waldeyer arbeitete nur mit solchen Methoden, welche wohl die Körner des Stratum granulos. sichtbar machten, einen Einblick in die Natur des Strat. lucid. aber nicht gestatteten. Darum entgingen auch ihm gleichwie den Forschern vor Ranvier die von diesem Autor beschriebenen Tropfen. Indem er die chemische und physikalische Beschaffenheit der Inhaltsmasse des Strat. granulosum untersuchte, ergab sich, dass hier Gebilde vorlagen, auf welche der Ausdruck „Tropfen" nicht angewendet werden konnte. Er schreibt diesbezüglich: „Beim Druck verfliessen sie nicht wie ein Tropfen einer dünnen Flüssigkeit es thun würde, sondern verändern ihre Form wie eine zähe, mehr feste Masse. Setzt man Alkalien zu, so tritt an ihnen eine Vergrösserung auf, welches jedesfalls nicht für eine tropfbar flüssige Substanz, sondern für die Quellung eines Körpers von fester Consistenz spricht." Die Behandlung der Körner mit Farbstoffen und chemischen Reagentien ergab, dass sie mit dem Hyalin von Recklinghausen sehr nahe verwandt, wenn nicht gar identisch seien. Darum glaubte er, dass es richtiger wäre, den Ausdruck Eleidin durch das Wort Keratohyalin zu ersetzen.

Seit dieser Zeit wurden die Körner des Stratum granulosam von den verschiedenen Autoren, welche sich mit der Verhornung der Haut und ihrer Anhangsgebilde beschäftigten, bald als Eleidin, bald als Keratohyalin bezeichnet, ohne dass von irgend einer Seite der Versuch unternommen worden wäre, die Angaben Ranvier's bezüglich der flüssigen Consistenz der Inhaltsmasse des Strat. lucidum auf ihre Richtigkeit nachzuprüfen. Erst Buzzi (9) war es, der sich auf die Anregung Unna's hin dieser Aufgabe unterzog und dabei in die Lage kam, die Beobachtungen Ranvier's im allgemeinen zu bestätigen. Doch wich er von dem letzteren in einem wesentlichen Punkte ab. Er glaubte nämlich, auf Grund seiner Beobachtungen eine völlige Verschiedenheit zwischen Körnern und Tropfen hinsichtlich ihrer chemischen Natur annehmen zu müssen. Schon die Behandlung mit Picrocarmin sollte dies erkennen lassen, indem sich die Tropfen schneller färben als die Körner, bei Behandlung mit Essigsäure dagegen ihren Farbstoff leichter abgeben als diese. Ferner gelang es Buzzi, abgesehen von einer Reihe von Farbstoffen, welche gleich dem Hämatoxylin nur die Körnchen färben, auch solche aufzufinden, welche nur die Tropfen sichtbar machen. Es sind dies die ätherischen Extracte von Frangula, Curcuma und Santal, ferner Nigrosin und Nigrosinsulfosäure. Die wichtigsten diesbezüglichen Substanzen aber sind Osmiumsäure und der alkoholische Alkannaextract. Diesen beiden Reagentien gegenüber sollen sich die Tropfen wie ein Glycerinfett verhalten, so dass Buzzi daraus schliesst, dass sie entweder aus einem solchen oder wenigstens aus einer Verbindung eines Eiweisskörpers mit einem Fett bestehen. Da somit Körnchen und Tropfen zwei verschiedene Substanzen darstellen, so hält es Buzzi nicht für angezeigt, sie beide unter dem gemeinsamen Namen Eleidin zusammen zu fassen. Er schlägt vielmehr vor, künftighin die Körnchen des Stratum granulosum nach Waldeyer als Keratohyalin, die flüssige, fettartige Substanz im Stratum lucidum hingegen als Eleidin zu bezeichnen. Diesem Vorschlag sind auch Ernst (16), sowie Dreysel und Oppler (13) in ihren Publicationen gefolgt

Ich muss nun gegen Buzzi bemerken, dass es mir nicht gelungen ist, seine Beobachtungen hinsichtlich der Wirkung der Osmiumsäure und des alkoholischen Alkannaextractes zu

bestätigen. Da es mir von Wichtigkeit scheint, diesen Satz näher zu begründen, will ich über die Methoden und Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen etwas eingehender berichten.

Der Weg, den ich zur Darstellung des Eleidins einschlug, war folgender: Die Haut, welche in diesem Falle gewöhnlich von der Sohle von Leichen stammte, wurde entweder frisch oder, nachdem sie durch einige Stunden in Drittelalkohol gelegen war, zwischen Klemmleberstücken geschnitten. Das Messer wurde im 1. Falle mit physiologischer Kochsalzlösung, im 2. mit schwachem Alkokol befeuchtet. Trotz dieser einfachen und schnellen Methode gelingt es gar nicht selten, Schnitte von 15 μ zu erhalten. Doch lassen sich auch dickere verwenden, da es sich ja um die Beobachtung von Dingen handelt, welche nicht in, sondern auf dem Schnitt gelegen sind. Die angefertigten Schnitte wurden in Wasser vorübergehend ausgewaschen und nun in Uhrschälchen mit den betreffenden Tinctionsmitteln und Reagentien behandelt. Da man die Tropfen über dem Stratum granulosum nicht bestimmt unterscheiden kann, so lange sie nicht gefärbt sind, wurden zum Vergleich mit den Resultaten, welche andere Behandlungsmethoden ergaben, immer einige Schnitte in Ranvier's Picrocarmin gefärbt, um die Menge, Form und Vertheilung der Tropfen mit Sicherheit feststellen zu können.

Bei Anwendung von Osmiumsäure trat nun keine Schwarzfärbung der Tropfen ein, wie ich sie nach den Angaben Buzzi's erwartet hatte. Ich habe diese Beobachtung oftmals wiederholt und immer hierbei dasselbe Resultat erzielt, so dass ich an der Richtigkeit desselben nicht zweifeln kann. Die Anwendung der Osmiumsäure gestattet aber auch noch einen zweiten merkwürdigen, gleichfalls negativen Befund zu erheben. Wenn man ein Stück Haut in Osmiumsäure oder Flemming'schem resp. Hermann'schem Gemisch fixirt, so nimmt bekanntlich das Stratum corneum eine schwarze Farbe an, welche sich aber nicht auf die ganze Dicke dieser Schichte erstreckt, sondern in Form zweier paralleler Bänder auftritt, von denen sich das breitere unter der Oberfläche, das schmälere an der Basis der Hornschichte ausbreitet (Basalschicht Unna's). Die dazwischen gelegene Zone ist ungefärbt. Ausserdem aber erscheint am Rand des Schnittes das Strat. corneum in toto tief geschwärzt. Aus dieser letzteren

Erscheinung ergibt sich, dass sämmtliche Hornzellen die Eigenschaft besitzen, sich mit Osmiumsäure schwarz zu färben, und dass der Schichtenbau, welchen diese an der Epidermis hervorruft, nicht in einer verschiedenen chemischen Constitution ihrer Elemente beruhen kann. Wie Langerhans und Ranvier zuerst dargethan haben, dringt die Osmiumsäure von allen Seiten gegen das Strat. corneum vor, erhärtet aber hierbei die betreffenden Zellen so sehr, dass sie sich dadurch selbst eine Grenze ihrer weiteren Einwirkung setzt. Es entsteht auf diese Weise das Bild eines schwarzen Rahmens, von dem die hellen, durch Osmium nicht veränderten Zelllagen eingeschlossen werden. Mit dieser Erklärung des Osmiumbildes war jedoch Unna nicht zufrieden gestellt. Er fand nämlich auch nach Färbung in Picrocarmin eine ähnliche Differenz zwischen mittlerer und oberer, respective unterer Schichte, indem sich die erstere roth, die beiden anderen gelb färbten. Vielleicht dient die folgende Beobachtung dazu, einen weiteren Einblick in die Ursache des Säurebildes zu gewinnen. Wenn man nämlich Hautstücke nur kurze Zeit ($^1/_2$—1 Stunde) der Osmiumeinwirkung unterwirft, so lässt sich das erste Auftreten des basalen Streifens verfolgen. Es zeigt sich dabei, dass er nicht als schmale und blasse Linie in der ganzen Ausdehnung des Schnittes, sondern zuerst aussen als Fortsetzung des geschwärzten Randes erscheint. Es geht daraus hervor, dass er nicht nur durch die Einwirkung der Osmiumsäure von der Cutis aus, sondern auch durch Vordringen derselben vom Rande her gebildet wird und somit diese Schichte dem Vorrücken der Osmiumsäure einen viel geringeren Widerstand entgegensetzt als die mittlere Zone.

Zwischen dem basalen, schwarz gefärbten Antheil der Hornschicht und dem Stratum plasmaticum zieht sich meist ein schmaler, hell glänzender Streifen hin. Es ist dies das Strat. lucidum, von welchem bereits Langerhans und Lavdovsky angegeben haben, dass es in Osmiumsäure ungefärbt bleibe. Dagegen macht Kölliker aufmerksam, dass sich auch diese Lage in Osmiumsäure schwärze. Diese divergenten Behauptungen lassen sich durch eine verschieden lange Dauer der Osmiumbehandlung seitens der verschiedenen Autoren erklären. Bei kurzer Einwirkung der Säure bleibt das Stratum lucidum ungefärbt, bei mehrtägiger dagegen lässt es sich nicht mehr von der schwarzen

basalen Hornschicht unterscheiden. Es geht daraus hervor, dass auch die Zellen des Strat. lucidum bereits jene fettartige Substanz enthalten, welche die Osmiumfärbung der Haut bedingt, dass sie aber daselbst erst in geringer Menge vertreten sind.

Untersucht man die Einwirkung der Osmiumsäure auf frische, isolirte Hornzellen, so beobachtet man, dass dieselben hierbei eine diffuse grau-bräunliche Farbe annehmen. Dass dieselbe dem Zellinhalt und nicht der Zellmembran angehört, hat Unna nachgewiesen, indem er nach Verdauung des Inhaltes nur eine grünliche Färbung der Zellmembranen mit Osmiumsäure erzielen konnte. Ich kann seine Angaben nach eigenen Beobachtungen bestätigen.

Um nun wieder zur Erörterung jener Bilder zurückzukehren, welche man bei der Osmiumbehandlung von Schnitten durch ungehärtete Haut erhält, so muss ich die auffallende Thatsache verzeichnen, dass hierbei fast keine Schwarzfärbung der Hornzellen eintritt. Sie erscheinen nach mehrstündigem Liegen in $^1/_2\,^0/_0$ Osmiumsäure fast alle grünlich bis bräunlich und nur wenige unter ihnen haben sich dunkelbraun bis schwarz gefärbt. Nach mehrtägiger Dauer der Einwirkung der Osmiumsäure ist die Zahl der dunklen Zellen vermehrt, doch liegen dieselben fast ausschliesslich in denjenigen Theilen der Hornschichte, welche die Papillen bedecken, während diejenigen, welche über den interpapillären Epithelzapfen angeordnet sind, keine Veränderung ihrer Farbe erfahren haben. Man findet darum an Querschnitten der Haut, welche senkrecht zu den Leisten ihrer Oberfläche angefertigt wurden, einen regelmässigen Wechsel heller und dunkler Streifen, eine Erscheinung, auf deren Bedeutung ich weiter unten noch näher eingehen werde.

Worin mag nun das Fehlen, respective die Verspätung der Osmiumwirkung begründet sein? Es lässt sich diese Erscheinung nur durch die Annahme erklären, dass der Inhalt der Hornzellen ausfliesst, sobald die letzteren angeschnitten werden. Nur diejenigen Zellen, welche durch das Messer nicht eröffnet werden, erscheinen bei nachträglicher Behandlung der Schnitte mit Osmiumsäure sofort schwarz, während diejenigen, aus welchen sich nicht die ganze fettige Masse entleert hat, sondern worin noch ein Theil derselben zurückgeblieben ist, erst allmählich eine dunkle Farbe annehmen. Für die Deutung der Bilder in diesem

Sinne spricht auch die gewiss von vielen Forschern gemachte Beobachtung, dass an Hautstücken, welche in toto in Osmiumsäure oder einem Osmiumgemisch gehärtet wurden, die beiden seitlichen Ränder des Stratum corneum in einer Ausdehnung von $^1/_2$—1 Zelle ungefärbt bleiben, indem jene Randzellen bei der Excision des Stückes angeschnitten worden waren. Wohl aus demselben Grunde sind auch jene Zellen, welche in 1—3 facher Lage die äusserste Schichte des Strat. corneum bilden, für eine Schwarzfärbung durch die Osmiumsäure unzugänglich.

Nachdem ich hiermit die Wirkung der Osmiumsäure erörtert habe, wende ich mich dem zweiten Beweismoment zu, welches Buzzi für die Fettnatur der Eleidintropfen geltend gemacht hat: der Färbbarkeit derselben mit alkoholischem Alkanna-Extract. Schon Krause (34) hat sich vergeblich bemüht, die diesbezüglichen Angaben Buzzi's zu bestätigen und auch ich kann nicht mit Sicherheit behaupten, jene Tropfen nach dieser Methode gefärbt zu haben, obgleich ich genau nach Vorschrift vorgegangen war. Löst man etwas Alkanna-Extract in Alkohol auf, tropft eine geringe Menge davon in ein mit Wasser gefülltes Schälchen und bringt nun einen Hautschnitt in dasselbe, so bedeckt sich derselbe alsbald mit einem Niederschlag des Alkanna-Extractes, der in auffallender Weise jene Gestalten nachahmt, welche die über dem Strat. lucidum befindlichen Eleidintropfen an Picrocarmin oder Nigrosinpräparaten zeigen. Es sind ganz unregelmässige Figuren, welche auch häufig Vacuolen in ihrem Inneren enthalten. Diese Vacuolisirung muss wohl mit der zähflüssigen Beschaffenheit des Niederschlages in Zusammenhang stehen und gestattet den Schluss, dass auch die Eleidintropfen eine gleiche Consistenz besitzen. Die Schnitte wurden $^1/_2$—24 Stunden in der Schwebefällung belassen und dann auf dem Objectträger mit Alkohol vorsichtig entfärbt. Es ergab sich dabei ein ganz gleichmässiges und gleichzeitiges Abblassen der Tropfen bis zu ihrem völligen Verschwinden, wobei es nicht gelang, die über dem Strat. lucidum befindlichen Tropfen länger als die übrigen gefärbt zu erhalten.

Indem ich somit Buzzi auch in diesem Punkte widersprechen muss, komme ich zu der Anschauung, dass seine Eleidintropfen nicht aus einem Glycerinfett bestehen können. Der wichtigste Grund liegt wohl darin, dass sie sich — wie er selbst

angibt — in absol. Alkohol oder Aether nicht lösen. Sie dürften somit gleich den Keratohyalinkörnern aus einer Substanz bestehen, welche den Eiweisskörpern beizuzählen wäre.

Erwägt man nun, wie ich bereits in meinem Vortrag ausgeführt habe, dass die eleidinhaltigen Zellen früher mit Körnchen angefüllt waren, dass diese geschwunden und einer flüssigen Masse Platz gemacht haben, welche in ihren wichtigsten Reactionen mit den Körnchen übereinstimmt, so wird man zur Ueberzeugung gedrängt, dass jene flüssige Masse nichts anderes als die in Auflösung begriffenen Keratohyalinkörner sein kann. Indem somit die alte Ranvier'sche Theorie von der gleichen Natur der Körner des Strat. granulosum und der flüssigen Substanz im Strat. lucidum im grossen und ganzen zu Recht besteht, so ist es auch billig, dass die ursprüngliche Benennung Ranvier's wieder ihren alten Rang einnehme und als gemeinsame Bezeichnung sowohl für die Körner wie die Tropfen Anwendung finde. Doch wird es immer practisch sein, Körner und Tropfen auch mit selbstständigen Namen zu belegen, da sie ja nicht immer durch die gleichen Methoden zur Anschauung gebracht werden und demnach Differenzen hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit vorhanden sein müssen. Für die Substanz der Körner ist ohnedies der Waldeyer'sche Ausdruck Keratohyalin längst eingebürgert, für die Substanz der Tropfen erlaube ich mir den Namen Keratoeleidin vorzuschlagen

Ehe ich aber meine Auseinandersetzungen über die Umwandlung der Körner in Tropfen durch einige weitere Bemerkungen vervollständige, ist es nothwendig, das erste Auftreten der Keratohyalinkörner genauer zu verfolgen. Einen Bericht über die grosse Zahl der darüber veröffentlichten Untersuchungen will ich dem Leser ersparen, und diesbezüglich auf die Arbeiten von Ernst und Grosse verweisen, in welchen die Literatur ausführlich referirt ist.

Leider muss ich diese Mittheilungen mit dem Geständniss eröffnen, dass es mir nicht gelungen ist, die Frage nach der Keratohyalinbildung in befriedigender Weise zu lösen. Bekanntlich sind die Körner bald als Erzeugnisse des Protoplasmas oder gar als Zerfallsproducte der Protoplasmafasern, bald als Kernbestandtheile aufgefasst worden, indem sie entweder direct als Chromatin angesprochen oder zum mindesten als ein Stoff-

wechselproduct zwischen Kern und Zellkörper bezeichnet worden sind. Wenn man sich nicht auf einige wenige Hautstellen beschränkt, sondern neben der äusseren Haut auch die innere Wurzelscheide der Haare und die Schleimhäute in das Bereich seiner Untersuchungen zieht, erhält man Bilder, welche der Reihe nach als Belege für die verschiedensten Theorien vorgeführt werden können. Ich will nun im Folgenden die Beschreibung der Keratohyalinbildung an 3 verschiedenen Körperstellen geben, weil hier in der That 3 verschiedene Typen vorzuliegen scheinen. Doch hoffe ich bei der Beschreibung jedes einzelnen Präparates das allen gemeinsame Princip dennoch nachweisen zu können.

Die Fig. 29—33 stellen Zellen aus dem Strat. granul. der Kopfhaut eines 7 Monate alten menschlichen Foetus dar. Zur besseren Orientirung über die Formverhältnisse von Zellkörper und Kern habe ich keine Quer-, sondern Flachschnitte gewählt. Man ersieht aus Fig. 29 und 30, dass die ersten Keratohyalinkörner als kleine, kugelige Gebilde in der Nähe des Kernes auftreten. Dieser erscheint gross, oval, von einem feinen und dichten chromatischen Gerüst ausgefüllt. Schon in diesem Stadium lässt sich rings um ihn ein heller Spalt wahrnehmen, von dem es aber in diesem Falle nicht sichergestellt werden konnte, ob er durch die Einwirkung der Fixirungsflüssigkeit künstlich oder durch vitale Schrumpfung des Kernes auf natürlichem Wege entstanden ist. Da aber beim Fortschreiten des Processes nicht nur der Spalt immer grösser, sondern auch der Kern immer kleiner wird, glaube ich in dem beschriebenen Stadium die ersten Anfänge der Kernschrumpfung erblicken zu müssen. Die Keratohyalinkörner liegen manchmal dem Kerne dicht an, sodass man nicht entscheiden kann, ob sie ausser- oder innerhalb des Kernes gebildet werden. Bei Färbung mit Hämatoxylin erscheinen sie dunkler blau als die chromatischen Körnchen und Stränge im Innern des Kernes.

Es ist auffällig, dass nur sehr selten Zwischenstadien zwischen diesem und dem auf Fig. 31 abgebildeten Stadium zur Beobachtung gelangen. Unmittelbar über jenen Zellen, welche nur vereinzelte Keratohyalinkörner enthalten, trifft man bereits solche, welche von Körnchen völlig angefüllt sind. Der perinucleäre Spalt ist rings um den Kern ausgebildet, dieser selbst etwas verkleinert, in seiner Structur aber noch intact. Die

Veränderungen, welche sich nun in der Zelle vollziehen, betreffen sowohl die Form des Keratohyalins wie die des Kernes. Das erstere erscheint nämlich nicht mehr in Gestalt zahlreicher getrennter Körner, sondern fliesst zu einer geringeren Menge grösserer Tropfen zusammen. Der Kern aber nimmt eine homogene Beschaffenheit an, die offenbar dadurch zu Stande kommt, dass sich das Chromatin im Kernsaft löst und hierdurch jede feinere Structur verwischt wird (Fig. 32).

Die obersten Zellen des Stratum granulosum (Fig. 33) zeigen die beschriebenen Veränderungen in noch höherem Masse. Der Kern ist zu einer Kugel geschrumpft, welche sich intensiv mit Hämatoxylin färbt und von durchaus gleichartigem Character zu sein scheint. Er liegt in einer Höhle, die an Flachschnitten eine annähernd rundliche, an Querschnitten der Haut eine ovale Form besitzt und jene Grösse bezeichnet, welche der Kern früher besessen hatte. Im Zellkörper liegen zahlreiche, sehr unregelmässig geformte Keratohyalin-Schollen, welche stellenweise durch feine Fäden zusammenhängen. An den grössten unter ihnen findet man die Mitte etwas blasser als die Peripherie gefärbt, eine Erscheinung, welche ich durch die beginnende Veränderung des Keratohyalins erklären möchte. Das Protoplasma nimmt bei Nachbehandlung mit Eosin eine blass rosenrothe Farbe an; die Kernhöhle jedoch bleibt ungefärbt. Bei dem Uebergang der keratohyalinhaltigen Zellen in die des Stratum lucidum verschwinden die Keratohyalinkörner und der Kern verliert seine Affinität zum Hämatoxylin. Man trifft noch ab und zu Zellen, in deren Mitte ein nur mehr mit Eosin gefärbter Kern liegt, bald aber verschwindet er auch unter diesem Aussehen, sodass die Kernhöhle — wie bekannt — an ausgebildeten Hornzellen leer angetroffen wird.

Es scheit mir, dass aus dieser Beschreibung der Kerntohyalinbildung zwei Thatsachen besonders hervorgehoben zu werden verdienen.

1. Die engen Lagebeziehungen, welche zwischen den erst auftretenden Keratohyalinkörnern und dem Zellkern bestehen und

2. der sichere Nachweis, dass das Chromatin bei der Keratohyalinbildung unbetheiligt ist, weil — wie Fig. 31 beweist — der Zellkörper bereits mit Keratohyalinkörnchen vollgepfropft

sein kann, während das Kerngerüst keine wesentlichen Veränderungen erlitten hat.

Wollte man mit Selhorst (62), d'Urso (67), Mertsching (41) und Ernst (16) das Keratohyalin sei es als unverändertes, sei es als metamorphosirtes Kernchromatin betrachten, so müsste dieses letztere in dem Maasse im Kern abnehmen, als die Zahl der Körner im Zellleib steigt. Dies trifft jedoch nicht zu. Ja! ich habe sogar im oberen Theil der äusseren Wurzelscheide von Haaren Zellen aufgefunden, deren Kerne noch keine Spur von Schrumpfungen zeigten, sondern sich durch ein besonders feines und dichtes Kerngerüst auszeichneten. Ihr Protoplasma aber war von Körnchen ganz überladen. Auch Ernst hat eine derartige Beobachtung an normaler menschlicher Fingerhaut gemacht. Dem Einwand, welchen dieselbe gegenüber seiner Theorie liefert, begegnet er durch die Vermuthung, dass der Kern möglicherweise in dem Maasse neues Chromatin in sich zu bilden vermöge, als dasselbe unter der Form von Keratohyalin aus ihnen auswandert. Dadurch würde allerdings das Gleichgewicht in seinem Chromatingehalt nicht gestört. Doch scheint mir diese Theorie zu complicirt, als dass ich mich derselben anschliessen würde, so lange sich die Keratohyalinbildung in minder gezwungener Weise erklären lässt. Es lassen sich überhaupt keine regelmässigen Beziehungen in Hinsicht auf das zeitliche Auftreten der Keratohyalinkörner und der Kernveränderungen feststellen. Ebenso wie man Zellen mit normalen Kernen und zahlreichen Keratohyalinkörnchen auffinden kann, so begegnet man auch ab und zu solchen mit stark geschrumpften Kernen und nur sehr spärlichen Körnchen im Zellleib.

Ausnahmsweise trifft man sogar Kerne, welche noch ihre normale Grösse bewahrt haben, obwohl das Keratohyalin schon im Schwinden begriffen war oder sich schon völlig aufgelöst hatte. Sie scheinen nachträglich in der Weise zu Grunde zu gehen, dass sie entweder in toto homogen werden, oder indem ihr chromatisches Gerüst eine Veränderung erleidet, welche der Chromatophtise total verhornender Zellen analog ist (Fig. 51).

Durch diese letztere Degenerationsform zeichnen sich auch die Kerne in den Markzellen der Dunenfedern aus, obwohl auch hier Keratohyalinkörner im Zellkörper enthalten sind. In den Markzellen der Haare ist bekanntlich die Zahl der Keratohyalin-

körner eine sehr geringe, ihre Grösse hingegen eine auffallende. Dagegen gelingt es nur schwer, in den Markzellen der Federn jene Körnchen aufzufinden, obwohl jene Zellen durch ihre Lage in der Achse des Hauptstrahles, ihre Form und späteren Luftgehalt eine grosse Aehnlichkeit mit den Markzellen aufweisen. Die Körnchen sind nämlich bei jenen nur sehr klein, und färben sich nur blass mit Eosin, sodass sie leicht mit Gerüstknoten des Protoplasmas verwechselt werden können. Vielleicht hängt es mit dieser schwachen Entwicklung des Eleidins zusammen, dass die Kerne nicht nach dem eben geschilderten Typus der Körnerzellen des Strat. granulosum, sondern nach derjenigen Art zu Grunde gehen, welche man bei total verhornten Zellen beobachtet. Man sieht, dass sie zunächst an Volumen abnehmen, ihr Chromatin in Körner zerfällt und schliesslich zu einer die geschrumpften Kerne ausfüllende Masse zusammenfliesst. Allmählich verliert es seine Färbbarkeit, zunächst für Hämatoxylin, später für Eosin und verschwindet schliesslich gänzlich (Fig. 14—19).

Wenn man die Argumente näher betrachtet, welche von den Vertretern der Chromatinnatur des Keratohyalins zu Gunsten ihrer Ansicht in's Feld geführt werden, so kommt man zur Erkenntniss, dass dieselben einer eingehenden Kritik nicht Stand zu halten vermögen. So beschränkt sich beispielsweise d'Urso[1]) mit dem Hinweis einer zeitlichen Coincidenz des Kernschwundes mit der Eleidinentwicklung im Zellkörper. Ich habe soeben aufmerksam gemacht, dass sich eine solche an den abgebildeten Präparaten nicht nachweisen lässt. Ich muss hinzufügen, dass der Process der Keratohyalinbildung an den meisten Puncten der äusseren Bedeckung des Körpers in ganz der gleichen Weise verläuft, wie ich ihn hier nach Flachschnitten durch die Kopfhaut geschildert habe. Ich habe denselben ausser am Kopf noch an den Fingern und der Schulter eines Embryos, ferner an der Sohle, dem Fussrücken, der Fingerbeere, der Achselhöhle und in der Umgebung des Afters, endlich an verschiedenen Hautstellen von Thieren untersucht. Die Stücke waren in einer gesättigten Lösung von Sublimat in physiologischer Kochsalzlösung, in Picrinsäure-Subli-

1) Die Originalarbeit war mir leider nicht zugänglich, ich kenne ihren Inhalt bloss aus der eingehenden Besprechung, die ihr Ernst (16) gewidmet hat.

mat oder Alkohol gehärtet worden. Das Resultat war in allen Fällen das gleiche. Ich muss daraus schliessen, dass der geschilderte Typus derjenige ist, nach welchem sich Kernuntergang und Keratohyalinbildung an den meisten Stellen der Körperoberfläche vollziehen.

Am eingehendsten sucht Ernst die Abkunft des Eleidins vom Chromatin zu beweisen. Doch auch er kommt über allgemein gehaltene Behauptungen nicht hinaus und bringt nicht eine einzige präcise Beobachtung. So schreibt er beispielsweise: „Wo riesenzellenartige Gebilde oder wenigstens mehrkernige Zellen eingestellt werden, da findet sich um die erblassende Kerngruppe eine so überraschende Fülle von Körnchen, dass schon dieses Bild allein genügt, eine Abhängigkeit der Körnchen vom Kern zu beweisen.“ Der einzige Grund, auf welchen er sich bei der Annahme einer Identität des Keratohyalins mit dem Chromatin stützt, besteht in der gleichen Affinität der beiden Substanzen zum Hämatoxylin. Doch muss ich diesbezüglich die schon einmal gemachte Angabe wiederholen, dass die Keratohyalinkörner im Strat. granulosum der Haut bei Behandlung mit diesem Farbstoff im allgemeinen eine dunklere Farbe annehmen als die Chromatin-Fäden des Kernes. So sieht man auf Fig. 34 Keratohyalin, das sich durch seine Farbe sehr gut vom Chromatin unterscheiden lässt.

Es gibt übrigens Keratohyalin, welches sich im Gegensatz zu dem eben besprochenen fast gar nicht mit Hämatoxylin färbt, dagegen bei Nachbehandlung mit sauren Anilinfarben in prachtvoller Weise dargestellt werden kann. Es sind dies jene Körner, welche in der Marksubstanz und inneren Wurzelscheide der Haare, sowie in der Federscheide und äusseren Haut älterer Hühnerembryonen vorkommen. An Längsschnitten durch Haar und Wurzelscheiden eines Mäusespürhaares, welches in Alkohol gehärtet und nach der Methode van Gieson's gefärbt worden war, erscheint das Keratohyalin der inneren Wurzelscheide nicht dunkelblau, sondern gelbroth. Ebenso lassen sich nach Härtung in Müller'scher Flüssigkeit oder Picrin-Sublimat und Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin das Chromatin der Kerne und die Substanz der Körner in ganz verschiedenen Farben darstellen. Dieses abweichende Verhalten gewisser Keratohyalinsorten weist darauf hin, dass diese Substanz nicht an allen ihren

Fundorten die gleiche chemische Beschaffenheit besitzt. Diese Beobachtungen haben schon Waldeyer und Kölliker gemacht. So hat besonders ersterer betont, dass die Körner in Haarwurzelscheiden „gegen alle Reagentien, welche sie quellen machen und in Lösung überführen, viel weniger widerstandsfähig waren als die Granula des Pferdehufes und der Klauen." Es scheint somit das Keratohyalin der Haare in morphologischer Beziehung dem Keratohyalin der Haut, in chemischer dagegen dem Keratoeleidin zugezählt werden zu müssen, indem auch letzteres — wie aus seinem bekannten Verhalten gegen Essigsäure hervorgeht — bei Säurebehandlung rasch quillt und gegen Farbstoffe ein gleiches Verhalten wie das Eleidin der Haare zeigt.

Wenn ich aber auch auf Grund aller dieser Momente genöthigt bin, eine Beziehung des Keratohyalins zum Chromatin auszuschliessen, so muss ich doch mit Ernst und Mertsching in dem Punct übereinstimmen, dass die Keratohyalinkörner oftmals in eigenthümlicher Weise rings um den Kern gelagert sind und besonders die erst auftretenden in unmittelbarer Nähe desselben sichtbar werden. Gerade diese letztere Erscheinung weist darauf hin, dass der Kern bei der Bildung des Keratohyalins immerhin betheiligt sein dürfte. Nimmt man diese Annahme zum Ausgangspunct für fernere Erwägungen, so gilt es zu entscheiden: Entsteht das Keratohyalin im Kern und tritt es durch die Membran hindurch in den Zellkörper über oder wird es erst im Zellkörper sichtbar, indem eine für die mikroskopische Technik derzeit unfassbare Substanz den Kern verlässt und sich erst ausserhalb desselben, vielleicht unter Einwirkung eines Bestandtheiles des Zellkörpers zu Keratohyalin entwickelt.

Die Beantwortung dieser Frage ist so schwierig, dass ich sie nicht eher versuchen will, bis ich nicht auch die Keratohyalinbildung an anderen Oertlichkeiten beschrieben habe. Zunächst wende ich mich zur Besprechung der Verhornung der Schleimhäute. Ich habe in dieser Beziehung Zunge und Lippe, ferner Vagina und Orificium urethrae des Mannes untersucht. Es handelt sich bekanntlich in allen diesen Fällen um geschichtetes Pflasterepithel, welches im grossen ganzen denselben Bau wie die äussere Haut erkennen lässt. Doch verdient hervorgehoben zu werden, dass die Abplattung der Zellen in den höheren Lagen des Epithels keine so starke wie an der äusseren Haut ist und

dass vor allem diejenigen Zellen, welche unser besonderes Interesse beanspruchen und dem Stratum granulosum entsprechen sich an der Scheide und gewissen Papillen der Zunge durch bedeutende Dimensionen nach allen Richtungen auszeichnen. Ich will mich bei der nachfolgenden Beschreibung auf die Epithelzellen der Vagina allein beschränken, und nur bemerken, dass die Keratohyalinbildung an den übrigen untersuchten Schleimhäuten dieselben Ergebnisse zu Tage gefördert hat.

Die Eleidinkörner in den Schleimhäuten unterscheiden sich in 3 ziemlich auffallenden Puncten von denen an der äusseren Haut:

1. ist ihre Zahl innerhalb der Zellen eine viel geringere,
2. erlangen viele unter ihnen eine auffallende Grösse,
3. erscheinen sie bei Hämatoxylin-Eosinfärbung im allgemeinen roth und nur die kleinsten haben ab und zu eine blaue Farbe angenommen. Es scheint hier theils von vornherein wie im Haar eine rothgefärbte Substanz gebildet zu werden, theils zunächst eine blaue aufzutreten, die sich rasch in die rothe Modifikation umsetzt.

Diese Metamorphose entspricht ganz der gleichen Veränderung, welche auch die Keratohyalinkörner der Haut erfahren; denn auch sie verwandeln sich aus einer mit Hämatoxylin sich blau färbenden Substanz in eine rothe. Nur vollzieht sich dieser Process unter gleichzeitiger Veränderung der Consistenz, indem sich die Körner verflüssigen und dadurch in die Lage kommen, sich mit einander zu vereinigen. In den Epithelzellen der Schleimhäute liegen jedoch die Körner so weit von einander entfernt, dass sie auch unter der Form des Keratoeleidins isolirt bleiben. Ab und zu kann man jedoch auch hier Bilder finden, welche auf eine Confluenz zweier grosser Tropfen hinweisen. Auf Fig. 39 sind zwei aneinander stossende Tropfen abgebildet, welche wohl in dieser Weise gedeutet werden müssen. Uebrigens kann man auch an der äusseren Haut stellenweise eine Umwandlung des Keratohyalins zu Keratoeleidin wahrnehmen, wobei die aus der Umwandlung der blauen Substanz gebildeten Körner nicht zusammenfliessen, sei es, dass ihre Consistenz eine zu wenig flüssige, sei es, dass ihre Menge in der Zelle eine zu geringe ist. Auf Fig. 50 ist eine Gruppe von Zellen aus der äusseren Wurzelscheide des Haares dargestellt. Man sieht hier nach innen von

dem Stratum granulosum, dessen Körner blau gefärbt sind, ein 2. Strat. granul. mit rothen Körnern. Es entspricht diese Schichte bezüglich ihrer Lage dem Stratum lucidum. An der eigentlichen Körperoberfläche aber sind daselbst die Zellen von dem flüssigen Keratoeleidin gleichmässig ausgefüllt, hier liegen die Tropfen getrennt, beweisen aber ihre Natur genügend durch die Farbe, welche sie angenommen haben.

Diese Auseinandersetzungen bezüglich des Vorkommens des Keratoeleidins in den Schleimhäuten sind deshalb nicht überflüssig, weil erst vor Kurzem Dreysel und Oppler das Vorkommen von flüssigem Eleidin im Epithel der Zunge geleugnet haben. Die Methode, deren sich diese Autoren bedienten, war der Ranvier'schen nachgebildet, indem auch hier das Eleidin unter der Form grosser, mit Picrocarmin roth gefärbter Tropfen und Lachen dargestellt wird, welche die Oberfläche des Schnittes bedecken. Sie unterscheidet sich aber von der älteren Ranvier's dadurch, dass sie auch an Stücken ausführbar ist, welche in Celloidin eingebettet sind; nur darf die Procedur der Celloidineinbettung nicht zu langsam vor sich gehen und müssen die Schnitte statt unter Alkohol trocken angefertigt werden.

Wenn das Eleidin alle Maschen des Zellprotoplasmas ausfüllt, will ich gerne zugeben, dass es auch bei dieser Methode aus den Zellen austritt wie bei der von Ranvier ursprünglich angegebenen. Wenn jedoch die Zellen gross und nur spärliche Tropfen in ihrem Inneren enthalten sind, dann dürften dieselben auch vom protoplasmatischen Netzwerk umschlossen bleiben und sonach kein Eleidin auf der Schnittoberfläche sichtbar werden. Wenn ich nochmals meine Anschauung aussprechen darf, möchte ich behaupten, dass nicht nur Keratohyalin, sondern auch Keratoeleidin spontan in Zellen auftreten kann, und dass der sicherste Nachweis dieser Substanz in der Anwendung saurer Anilinfarben besteht, unter welchen das Eosin[1]) die erste Stelle verdient.

---

1) Man kann dasselbe nach 3 Vorschriften verwenden. 1. Als Methyleosin, von Zander in die Technik eingeführt und auch von Grosse und Günther mit bestem Erfolge benützt. 2. In Verbindung mit schwefelsaurem Natron, wie es zuerst von Barfurth (dieses Archiv, 38. Bd.) angegeben und von Tettenhammer zur Färbung des Eleidins verwendet wurde. Ich mische gleiche Theile einer 1% wässrigen Lösung von Eosin und einer gesättigten Lösung von Natriumsulfat.

An Präparaten, die mit demselben nach einer der unten angeführten Methoden gefärbt sind, nehmen Zellkörper, Bindegewebe etc. ein blasses Rosa an, leuchtend roth dagegen erscheint nach sämmtlichen gebräuchlichen Härtungsmitteln das Strat. lucidum und das Keratohyalin der Haare sowie die meisten Körner in den Schleimhäuten. Dagegen färben sich die Körner in der äusseren Haut nach Härtung in Alkohol, Sublimat und Sublimat-Gemischen durch die Vorbehandlung mit Hämatoxylin so intensiv, dass das Eosin nachträglich keine Aenderung der Farbe mehr hervorbringen kann. Anders verhält sich die Sache an Hautstücken, die in Müller'scher Flüssigkeit conservirt waren. Durch die Einwirkung des doppelchromsauren Kalis werden die Körner in der Weise modificirt, dass sie sich nur schwach mit Hämatoxylin färben und in Folge dessen in der Lage sind, eine grosse Menge Eosins anzunehmen. Man könnte sagen, dass derselbe Process, welcher sich bei der Verhornung der Zellen spontan vollzieht, durch die Müller'sche Flüssigkeit künstlich bewirkt wird. Auf jeden Fall bildet die Umwandlung, welche die Körner durch die Müller'sche Flüssigkeit erleiden, ein Beispiel von der Wirkung äusserer Einflüsse auf dieselben und gestattet den Analogieschluss, dass es im Zellkörper enthaltene Substanzen sind, unter deren Einfluss die Umwandlung des Keratohyalins zu Keratoeleidin vor sich geht.

Was die Lage der Eleidintropfen in den Epithelzellen der Schleimhäute betrifft, so lässt sich in Uebereinstimmung mit den Befunden an der äusseren Haut auch hier feststellen, dass die Tropfen häufig in der nächsten Nähe des Kernes vorkommen. So ist auf Fig. 36 ein Kern abgebildet, welcher dem Beschauer eine tiefe Nische zuwendet, in welcher ein ovaler Eleidintropfen liegt. Das gleiche Aussehen zeigt der Kern von Fig. 43. Auch an Fig. 40 sieht man ein kleines Kügelchen in einer seichten Bucht, diesmal im Profil. Die meisten Kerne liegen in diesem Stadium innerhalb einer kleinen Höhle. Die Entstehung derselben muss gleich der analogen Bildung in den Zellen des Strat.

Darin wird $1/2$ Stunde gefärbt, in Wasser abgespült und der überschüssige Farbstoff in 95% Alkohol ausgezogen. 3. Als gewöhnliches Eosin in stark verdünnter wässriger oder alkoholischer Lösung. Man färbt durch 24 Stunden und extrahirt ebensolange in starkem Alkohol.

granul. der äusseren Haut durch Schrumpfung des Kernes erklärt werden.

In vielen Fällen erweitert sich dieselbe später noch um ein Bedeutendes. Dies kann nur dadurch geschehen, dass sich das umgebende Protoplasma gegen die Peripherie retrahirt. Bekanntlich fehlt letzteres Moment bei der Verhornung der Oberhaut, indem daselbst der Zellkörper seine Anordnung beibehält und die Kernhöhle durch ein zartes Häutchen abgegrenzt bleibt, welches zuerst von Zander nach Präparaten von Müller'scher Flüssigkeit beschrieben worden ist.

Die auffallende Veränderung, welche die Zellen bei weiterem Fortschreiten ihrer Degeneration erleiden, besteht darin, dass die Kerne allmählich eine diffuse Färbbarkeit mit Eosin erlangen. Dadurch wird das chromatische Gerüst in zunehmendem Maass undeutlich, bis der Kern schliesslich in eine mehr weniger homogene rothe Masse umgewandelt ist. Häufig findet man Zellen, in welchen ein Theil des Kerns homogen, der übrige noch structurirt ist (Fig. 38). Neben solchen trifft man andere, die wahrscheinlich ein weiteres Stadium in diesem Processe darstellen. Hier ist das durch seine Structur als Kern kenntliche Gebilde kleiner als in anderen Zellen, daneben aber findet man mehrere abgetrennte homogene Schollen (Fig. 37). Aus ihrer Lage lässt sich schliessen, dass sie ursprünglich zum Kern gehört hatten und sich in dem Maasse von ihm ablösten, als ihre Structur geändert wurde. Es kommt aber auch vor, dass der Kern zuerst homogen degenerirt und erst dann in Stücke zerfällt. In Farbe und Aussehen stimmen diese Kerntrümmer mit Eleidintropfen durchaus überein. Ob sie auch nach ihrer chemischen Natur zu diesen gerechnet werden dürfen, vermag ich nicht zu entscheiden, so verlockend es auch wäre, hier eine direkte Umwandlung von Kernsubstanz in Keratohyalin anzunehmen.

Nachdem ich die Keratohyalingebilde an der äusseren Haut und Schleimhaut beschrieben habe, will ich nun noch diesen Process an einer dritten Oertlichkeit besprechen.

Bei meinen Untersuchungen von verschiedenen Regionen der Körperfläche fand ich nämlich in der Haut des Praeputiums ein Objekt, welches ziemlich abweichende Verhältnisse zeigt (Fig. 44—47). Gerade aus diesem Grunde aber verdient dasselbe hervorgehoben zu werden, weil es — wie ich glaube —

den Schlüssel zu dem Verständniss jenes Vorganges an den übrigen Localitäten bildet. Es treten hier nämlich in den Kernen des Strat. granulos. kugelige und eiförmige Massen auf, welche sich mit Hämatoxylin färben und durch ihre Grösse das chromatische Gerüst stellenweise verdecken. Diese Kerne scheinen in typischer Weise an jener pathologischen Veränderung zu leiden, welche als Hyperchromatose bezeichnet wird. Ob aber hier thatsächlich dieser Zustand vorliegt und jene Schollen im Innern des Kernes aus Chromatin bestehen, möchte ich bezweifeln. Und dies aus folgendem Grunde: Man trifft blau gefärbte Massen nicht nur im Inneren des Kerns, sondern auch ausserhalb desselben und kann sich mit zweifelloser Sicherheit überzeugen, dass hier thatsächlich Kernbestandtheile in den Zellkörper übertreten. Hat aber einmal der Kern alle jene eigenthümlichen Kugeln und Schollen an den Zellkörper abgegeben, sodass dieser damit vollgepfropft erscheint, so tritt in ihm wieder dasselbe feine Netzwerk auf, welches er in den tieferen Schichten der Epidermis dargeboten hat. Es ist nur etwas spärlicher und blasser gefärbt, als es vordem war, die chromatische Membran ist unverändert erhalten. Ich glaube darum annehmen zu müssen, dass sich in diesem Falle innerhalb des Kernes und wahrscheinlich unabhängig vom Chromatin eine Substanz bildet, welche zwar mit letzterem die Färbbarkeit gemeinsam hat, im übrigen aber von ihm verschieden ist. An hyperchromatischen Kernen wurde zwar auch von Schmaus und Albrecht Uebertritt des Chromatins in den Zellkörper beobachtet, doch geschieht dies unter der Form von Sprossungen seitens des Kerns und niemals wurde an solchen Kernen eine Rückkehr zum ursprünglichen Zustand, gleichsam eine Ausheilung der Krankheit beobachtet. Die aus dem Kern ausgetretenen Massen vertheilen sich im Zellkörper und zerfallen in kleinere Körner, die in Form und Farbe so sehr dem Keratohyalin gleichen, dass ich nicht anstehe, sie als solches aufzufassen.

Ich habe Eingangs dieses Kapitels, nachdem ich die Keratohyalinbildung in der äusseren Haut besprochen hatte, die Frage aufgeworfen, ob dasselbe eine Substanz sei, welche schon im Kern zur Ausbildung gelangt, oder ob es erst im Zellkörper sichtbar werde. Aus denjenigen Bildern, welche man bei der Verhornung der äusseren Haut zu beobachten Gelegenheit hat,

hatte ich ursprünglich geschlossen, dass hier die zweite angeführte Möglichkeit zutreffen dürfte. Auch in meinem Vortrag, den ich heuer in Berlin gehalten habe, habe ich diese Annahme als die wahrscheinlichste hingestellt (48). Nachdem ich aber die Keratohyalinbildung im Strat. granul. des Präpatiums kennen gelernt habe, glaube ich mit Bestimmtheit sagen zu können: Es giebt Fälle, bei welchen das Keratohyalin schon innerhalb des Kernes ausgeschieden wird.

Für diese Ansicht sprechen auch Präparate, welche ich von der Haut eines älteren Hühnerembryos gewonnen habe. Es liegen hier über dem Stratum Malpighii zwei Zellagen, die sich durch ihren eigenthümlichen Inhalt auszeichnen. Die untere enthält in ihrem Protoplasma kleine, roth gefärbte Körnchen (Fig. 52). Die obere zeigt ein dichtes Netzwerk breiter Linien (Fig. 53). Man sieht, dass die Körnchen zusammengeflossen sind, aber doch nicht in einheitlicher Masse die Zellen ausfüllen, sondern helle Inseln von Protoplasma zwischen sich frei lassen. In der Mitte der Zelle gewahrt man den Kern, in dessen Innerem ein ovaler, rother Tropfen liegt. Aus seiner isolirten Lage lässt sich erkennen, dass er sich nicht im Zellkörper befindet, da die rothe Masse in letzterem eine durchaus netzige Anordnung zeigt und nirgends vereinzelte Körner sichtbar sind. Es scheint hier ein Keratohyalintropfen zurückgeblieben zu sein, der sich innerhalb des Kernes in Keratoeleidin umgewandelt hat. Solchen Kernen mit derartigen eigenthümlichen Einschlüssen bin ich zu wiederholten Malen begegnet. Ab und zu sieht man auch einen feinen Faden, welcher den centralen Tropfen mit der flüssigen Masse im Zellleib verbindet und die Richtung angiebt, in der das Eleidin aus dem Kern ausfliesst.

Derartige Präparate dürften auch Tettenhammer (64) und Rosenstadt (57) vorgelegen haben. Ersterer muss zu jenen Autoren gezählt werden, welche das Chromatin als die Muttersubstanz des Eleidins betrachten. Es schliesst sich darin vor allem Mertsching an, indem er eine direkte Umwandlung des Chromatins in Keratohyalin annimmt. Wenn ich aber in diesem Punkt auch nicht mit ihm einverstanden bin, so freut es mich doch, dass er keinen Unterschied zwischen Keratohyalin und Keratoeleidin aufstellt und aus dem Verhalten gegen Farbstoffe den Schluss ableitet, dass dieselbe Substanz, welche

sich im Strat. Malpighii und granul. in Form einzelner Tropfen vorfindet, das Strat. lucidum in diffuser Vertheilung ausfülle.

Rosenstadt untersuchte die keratohyalinhaltigen Zellen nach der Methode, welche Altmann zur Färbung der Zellgranula angegeben hatte. Er fand hierbei, dass sich das Keratohyalin mit Säurefuchsin intensiv färbe und konnte nicht nur im Zellkörper, sondern auch im Kern rothe Körner nachweisen. Doch scheint mir seine Methode zur Beantwortung der Frage nach der Herkunft des Eleidins nicht ausreichend, denn auch die Nucleolen treten durch die gleiche Farbe scharf hervor. Daraus aber schliessen zu wollen, dass die Kernkörperchen nichts anders als Keratohyalin seien, ist wohl nicht gerechtfertigt.

Wenn auch die von der Hühnchenhaut, ebenso wie die vom Präputium geschilderten Präparate deutlich dafür sprechen, dass Eleidin schon innerhalb des Kernes entstehen kann, so lässt sich diese Ansicht doch nicht an allen Zellen mit Bestimmtheit beweisen, an welchen Keratohyalinbildung zu beobachten ist. Es ist nämlich in vielen Fällen auch bei Anwendung stärkster Vergrösserung und genauester Einstellung mit der Micrometerschraube unmöglich zu entscheiden, ob ein bestimmtes Körnchen innerhalb oder ober respective unter dem Kern gelegen ist. Fig. 35 zeigt 3 Zellen aus dem Uebergang des Epithels der Glans in das der Fossa navicularis. Das Keratohyalin im Zellkörper hat sich intensiv mit Hämatoxylin gefärbt. Das Chromatin des Kerns ist im ganzen blässer. An der Zelle links, sowie an der oberen von den beiden rechts sieht man aber auch kleine dunkle Körnchen unmittelbar der Kernmembran anliegend, scheinbar noch innerhalb des Kernes. Liegen sie aber in der That innerhalb? Die Gebilde sind so klein, dass sich die Frage wohl nicht sicher beantworten lässt.

Für die Zellen des Stratum granul. der äusseren Haut wie für die meisten Körnerzellen aus verhornenden Schleimhäuten möchte ich darum auch jetzt noch die Annahme festhalten, dass hier nicht das Keratohyalin, sondern seine Muttersubstanz den Kern verlässt und die Körnchen erst im Zellkörper ausgeschieden werden. Dabei stütze ich mich vor allem auf die Thatsache, dass man nur so lange Keratohyalin in unmittelbarer Nähe des Zellkerns auffinden kann, als der perinucleäre Spalt entweder noch gar nicht entwickelt oder noch von keiner grösseren Breite ist.

Gewinnt er aber durch die Schrumpfung des Kernes an Ausdehnung, dann lässt sich niemals mehr die Auflagerung eines Körnchens an der Kernoberfläche oder überhaupt ein freies Körnchen innerhalb des Spaltes beobachten. Das genannte Keratohyalin liegt im Protoplasma, von dem Kern durch die breite Kernhöhle getrennt. Die Existenz derselben ist übrigens ein Beweis, dass bei der Verhornung Substanzen aus dem Kern austreten. Ihr Erscheinen lässt sich nur dadurch erklären, dass eine flüssige Masse den Kern verlässt, in Folge dessen er an Grösse abnehmen muss. In analoger Weise könnte auch die unfärbbare Muttersubstanz des Keratohyalins in den Zellkörper übergehen.

Wenn ich zum Schluss dieses langen Kapitels die darin niedergelegten Untersuchungen bezüglich der Herkunft des Keratohyalins zusammenfasse, so komme ich zu folgendem Resultat:

Das Keratohyalin stammt aus dem Kern, es ist jedoch nicht gewöhnliches, wahrscheinlich auch nicht metamorphosirtes Chromatin, sondern das Umwandlungsproduct eines unfärbbaren, noch nicht näher bekannten Kernbestandtheiles und tritt entweder in dieser Modification in den Zellkörper über, um sich dort erst zu consolidiren oder verlässt bereits in definitiver Form den Kern.

Eine grosse Aehnlichkeit mit dieser Theorie besitzt auch die Vermuthung Posner's (46) über denselben Punkt. Auch er kann sich nicht entschliessen, eine directe Abstammung des Keratohyalins vom Chromatin zu behaupten. Dagegen drängen auch ihn jene Bilder, welche er gelegentlich seiner Untersuchung über Schleimhautverhornung erhielt, zu der Ueberzeugung, dass der Kern bei der Eleidinbildung betheiligt sei. Und so glaubt er, dass eine Substanz aus ihm austritt, in den Zellkörper übergeht und sich mit Substanzen desselben zum Keratohyalin verbindet.

V.

Nachdem ich im Vorhergehenden die Entstehung des Keratohyalins besprochen und auch für seine Umwandlung zu Keratoeleidin genügende Beweise vorgebracht zu haben glaube, will ich noch in Kürze die weiteren Veränderungen dieser Substanz discutiren.

Man muss bei derartigen Erörterungen jene Präparate im Auge behalten, welche nach der Ranvier'schen Methode angefertigt sind. Es fällt bei Betrachtung des Stratum corneum derselben auf [1]), dass es nicht gleichmässig rosenroth gefärbt ist, sondern in regelmässigem Wechsel von breiteren, dunklen und schmäleren, hellrothen, senkrechten Bändern durchzogen wird. An Querschnitten, welche senkrecht zu den Hautleisten angefertigt wurden, findet man, dass die dunkelrothen Bänder in ihrer Ausdehnung den Hautleisten, die hellrothen Streifen dagegen den zwischen den Leisten gelegenen Furchen entsprechen. Bekanntlich besteht jede Leiste aus 2 Papillenreihen, welche von Epithelzapfen getrennt werden, an deren Spitze die Ausführungsgänge von Schweissdrüsen eintreten. Es lässt sich nun feststellen, dass an normaler Haut sowohl das Strat. granul. über den Papillen höher, als auch die Menge der Eleidintropfen auf dem Strat. lucid. daselbst grösser ist als in den interpapillären Partien der Epidermis. Diese Beobachtung hat auch schon früher Lazansky (39) gemacht. Auch zeigen sich an den ersteren Stellen ab und zu nicht nur die Zellen des Strat. lucid., sondern auch die noch darüber gelegenen von Eleidintropfen bedeckt. Es besteht somit ein Parallelismus in dem Grade der Rothfärbung der Hornzellen einerseits und der Menge von Keratohyalin und Keratoeleidin anderseits. Mit andern Worten: Eine Zelle, welche viel Keratohyalinkörner enthält, wird bei ihrer weiteren Veränderung auch aufs dichteste von Keratoeleidintropfen erfüllt sein und nimmt, sobald das Eleidin nicht mehr in Tropfenform in ihrem Zellleib nachweisbar ist, eine stärkere diffuse Rothfärbung an, als jene, welche nur wenig Keratohyalin und wenig Keratoeleidin besessen hat. Es müssen ähnliche Beobachtungen gewesen sein, welche frühere Forscher zu der Annahme führten, dass sich das Eleidin mit den übrigen Zellsubstanzen allmählich vermische. Ich glaube, dass die hier angeführte keine andere Deutung zulässt und die Hornzellen die rothe Farbe, welche sie bei dieser Methode annehmen, vor allem jenem Zellbestandtheil verdanken, welcher aus der Umwandlung des Eleidins hervorgegangen ist.

Von den anderen Substanzen, mit welchen sich das Strat.

1) Zur Untersuchung gelangte in diesen Fällen ausschliesslich Sohlenhaut des Menschen.

corneum färben lässt, verdienen vor allem die basischen Anilinfarben hervorgehoben zu werden. Besonders Reinke hat mit diesen gearbeitet und jene Masse, welche die Hornzellen diffus erfüllt und sich intensiv mit Saffranin und Gentiana färbt, als Prokeratin bezeichnet. Es erhebt sich nun sofort die Frage; ist vielleicht auch diese Substanz, welche dem Strat. corneum im Gegensatz zum Strat. Malpighii zukommt, ein Derivat des Eleidins oder ist sie nur ein Product der Degeneration des Protoplasmas?

Ein günstiger Zufall hat mich in den Besitz eines Präparates gesetzt, welches eine Entscheidung darüber ermöglicht. Die betreffende Haut stammt von der Sohle eines Fusses, der wegen Gangrän der Zehen im Lisfranc'schen Gelenk enucleirt worden war. Die tieferen Schichten zeigten durchaus normales Aussehen, ihre Epidermis erwies sich jedoch schon bei makroskopischer Betrachtung als doppelt. An Schnitten ergab sich, dass hier über einer ganz normalen Oberhaut abermals eine Epidermis ausgebreitet lag, welche sowohl Strat. Malpighii wie Str. granul. und corn. aufs deutlichste unterscheiden liess. Die Ursache dieser verdoppelten Oberhaut dürfte in einer ausgedehnten Blasenbildung zu suchen sein, welche innerhalb der untersten Schichten des Rete aufgetreten war und fast das ganze Strat. plasmaticum sammt allen darüber gelegenen Schichten emporgehoben hatte. Von den jedenfalls nur in sehr geringer Anzahl zurückgebliebenen Zellen der tieferen Schichte aus hatte sich dann die gesammte Epidermis regenerirt, war jedoch mit der ursprünglichen Bedeckung noch durch theilweise verhornte Zellen verbunden geblieben. In dem Stratum Malpighii der abgehobenen Haut waren die Kerne zu Grunde gegangen, die Protoplasmafasern jedoch von ausserordentlicher Grösse und Deutlichkeit. Nach Härtung in Alkohol und Färbung nach Weigerts Methode zeigten sie sich intensiv blau, ausserdem war aber auch der gesammte übrige Zellkörper gleichmässig tiefblau tingirt. Man konnte darum die Fasern nur in den Intercellularräumen und an besonders dünnen Stellen der Schnitte erkennen. An solchen zeigten sie genau das gleiche Aussehen, welches ich auf Fig. 24 von den Zellen aus dem Strat. corneum eines Meerschweinchens abgebildet habe. Da sich in diesen Zellen niemals eine Eleidinbildung vollzogen hatte, kann auch die in ihnen enthaltene blaue Masse nicht etwa durch

Verflüssigung von solchem entstanden sein, sondern muss als eine Substanz aufgefasst werden, welche aus dem Protoplasma der absterbenden Zelle gebildet wird. Um meine Beschreibung dieser eigenthümlichen Oberhaut zu vervollständigen, will ich hinzufügen, dass sich das Strat. Malpighii derselben bei Behandlung mit Verdauungsflüssigkeiten sehr schnell auflöste, wobei keine Hornmembranen zurückblieben.

Ebenso wie das Strat. corneum der äusseren Haut, verhält sich auch der obere Theil der inneren Wurzelscheide der Haare bei Behandlung mit basischen Anilinfarben. Auch er färbt sich in toto intensiv, während im unteren Theil nur die Keratohyalinkörner eine Farbe annehmen. Beschränkt man sich aber nicht auf die Beobachtung feiner Kopfhaare des Menschen, sondern zieht man auch die Spürhaare von Carnivoren oder Nagern in das Bereich seiner Untersuchungen, so lässt sich eine Eigenthümlichkeit der inneren Wurzelscheide nachweisen, welche sowohl in Bezug auf die Lehre vom Bau der Epithelzellen als speciell in Hinblick auf ihre Verhornung von Interesse ist. Es zeigt sich nämlich, dass die Zellen der inneren Wurzelscheide von sehr deutlichen Protoplasmafasern durchzogen sind.

Wir müssen bekanntlich die innere Wurzelscheide (sowohl die Henle'sche, wie die Huxley'sche Schichte) in 3 übereinander gelegene Zonen eintheilen. In der untersten sind die Kerne gross, die Zellen von sehr feinen Fasern erfüllt. In der darüber gelegenen Schichte fallen die zuerst von v. Ebner beschriebenen stark leuchtenden Tropfen auf. In der nächsten Schichte sind die Körner verschwunden, die Zellen gleichmässig homogen und bei Anwendung der Weigert'schen Fibrinfärbemethode — wie erwähnt — prachtvoll violett gefärbt. Die Protoplasmafasern sind am deutlichsten in der Körnerzone (Fig. 48), in den Matrix-Zellen sind sie so fein, dass sie sich nur sehr schwer darstellen lassen, in der oberen Schichte dagegen sind sie nicht mehr kenntlich, da auch die Substanz zwischen den Fasern gefärbt ist. An ungefärbten Stücken der inneren Wurzelscheide, welche man an den grossen Spürhaaren leicht herauspräpariren und isoliren kann, sieht man dagegen — wenigstens in demjenigen Theile der oberen Schichte, welche an die Körnerzellen angrenzt — noch deutlich Fasern. Ich habe auf Fig. 49 ein Stück der Henle'schen Schichte abgebildet,

woran die Längsstreifung sofort in die Augen fällt. Kerne waren — wenigstens am ungefärbten Präparat — nicht zu entdecken.

Wir haben hier somit einen neuerlichen Beweis von der allgemeinen Verbreitung des faserigen Baues der Epithelzellen, aber auch ein weiteres Beispiel von der Persistenz von Fasern in verhornenden Zellen und können uns aufs sicherste überzeugen, dass sie bei diesem Process weder zu Keratohyalin zerfallen — wie dies Blaschko angenommen hat — noch sich in irgend einer anderen Weise auflösen. Dass sie im oberen Theil des homogenen Abschnittes der inneren Wurzelscheide nicht mehr sichtbar sind, muss wohl darauf zurückgeführt werden, dass hier die Zwischensubstanz allmählich eine solche Modification erfährt, dass die Fasern in ihr aus rein optischen Gründen nicht mehr wahrnehmbar sind.

Es scheinen bereits verschiedene Autoren die Faserung in diesen Zellen gesehen zu haben. So hat Waldeyer und erst jüngst M. Günther (24) isolirte Zellen der Henle'schen und Huxley'schen Scheide abgebildet, an welchen eine sehr deutliche Längsstreifung wahrnehmbar ist. Doch habe ich im Text ihrer Arbeiten keine Erwähnung dieser charakteristischen Erscheinung gefunden.

Anschliessend an diese Beobachtung möchte ich hier noch über einige andere Eigenthümlichkeiten der inneren Wurzelscheide berichten.

Bringt man ein isolirtes Stück derselben in ein Verdauungsgemisch, so beobachtet man zunächst einen Zerfall derselben in ihre Elemente. Weiterhin wird aber nicht nur die Kittsubstanz, sondern auch der unverhornte Inhalt der Zellen aufgelösst, sodass schliesslich nur mehr ihre Membranen als glashelle Plättchen zurückbleiben. Doch vollzieht sich dieser Process viel langsamer als an der äusseren Haut und benöthigt bei Zimmertemperatur 2 Tage. An Haaren, welche zur selben Zeit in die Verdauungsflüssigkeit eingelegt worden waren, trat keine Spur einer Aenderung, nicht einmal eine Isolirung der Zellen ein. Es scheint sonach die innere Wurzelscheide in Bezug auf den Grad ihrer Verhornung zwischen Haar und äusserer Haut zu stehen.

Von verschiedenen Autoren ist bekanntlich ihr oberster Abschnitt dem Stratum lucid. der äusseren Haut homologisirt worden, da er mit diesem in Bezug auf seine Lage überein-

stimmt. Die eben angeführte Beobachtung beweist jedoch, dass sich diese beiden Schichten bezüglich ihres Baues recht verschieden verhalten. Ein weiterer Unterschied zwischen ihnen liegt darin, dass in der inneren Wurzelscheide kein flüssiges Eleidin nachgewiesen werden kann.

Aus der Farbe und chemischen Beschaffenheit der Körner habe ich den Schluss gezogen, dass diese dem Kerato-Eleidin der Haut näher stehen als dem Keratohyalin und somit hier ein Beispiel vorliegt, dass eine dem Kerato-Eleidin verwandte Substanz direkt in der Zelle entsteht, ohne dass ihr ein keratohyalines Stadium vorangegangen wäre. In Bezug auf die weiteren Veränderungen der Körner wird nun von allen Forschern übereinstimmend berichtet, dass sie in kleinere zerfallen und schliesslich verschwinden, wobei sie nach den Beobachtungen von Günther noch eine Farbenänderung eingehen, indem sie an Präparaten, welche kurze Zeit in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet und mit Böhmer'schem Hämatoxylin und Eosin gefärbt färbt waren, in der eigentlichen Körnerzone roth, in der obersten Zelle dagegen, welche den Uebergang zur homogenen Schichte bildet, blau gefärbt sind. Dass sie nicht jene Beschaffenheit annehmen, welche das flüssige Eleidin der Haut besitzt, geht daraus hervor, dass sich der homogene Theil der inneren Wurzelscheide nicht mit Picrocarmin färbt. An Präparaten, die in Alkohol gehärtet, in Celloidin eingebettet und mit Ranvier-schem Picrocarmin gefärbt waren, ist das Strat. lucidum der Haut intensiv roth, in den Haarbälgen erstreckt sich der rothe Streifen, soweit das Strat. corneum der äusseren Wurzelscheide reicht. Die innere Wurzelscheide aber ist gelb gefärbt. Dieselbe Farbe nimmt diese Schichte auch an Präparaten an, welche aus Müller'scher Flüssigkeit stammen. Wenn man solche zunächst in eine Verdauungsflüssigkeit bringt, so verschwindet der Inhalt der Hornzellen, während im übrigen an den Präparaten keine Veränderung eintritt. Färbt man wieder nun ganz kurz mit verdünntem Picrocarmin, so tritt das Stratum lucidum als leuchtend rothes Band hervor. Auf Fig. 54 ist ein so behandelter Schnitt von der Fusssohle abgebildet. Auch im Strat. granul. ist eine rothe Farbe sichtbar, welche theils den Körnern, theils dem Zellprotoplasma anhaftet, in letzterer Form aber so schwach ist, dass sie auf dem Bild ganz weggelassen wurde.

Ich möchte daraus schliessen, dass bereits im Strat. granul. die Lösung eines kleinen Theiles der Körner stattfindet, während alle übrigen sich zur gleichen Zeit verflüssigen, wodurch die Grenze zwischen Stratum granul. und lucid. eine scharfe wird.

An Schnitten durch die Kopfhaut, die in Chromosmium-Eisessig gehärtet und mit Saffranin gefärbt worden waren, nimmt der homogene Theil der inneren Wurzelscheide eine leuchtend rothe Farbe an, wie dies Flemming zuerst beschrieben hat (18). Es ist dies eine Reaction, welche aus dem Grunde besondere Wichtigkeit beansprucht, weil sie beweist, dass sich wenigstens das Eleidin der Haare in keine fettartige Substanz umwandelt. Ob aber mit derselben Entschiedenheit auch an der äusseren Haut jede Beziehung des Eleidins zu Fett geleugnet werden muss, ist eine andere Frage. Es scheint mir dies sogar zweifelhaft und ich möchte da auf die Aehnlichkeit hinweisen, welche frische Schnitte darbieten, die einerseits mit Picrocarmin, andererseits mit Osmiumsäure gefärbt wurden. Sie stimmen nämlich in dem augenfälligen Punkt überein, dass sie beide an den Wellenbergen dunkler, an den interpapillären Theilen der Hornschicht dagegen heller gefärbt sind. Aus dem, was ich eingangs dieses Kapitels über die muthmassliche Ursache der Carminfärbung der Hornschicht gesagt habe, ergiebt sich der Schluss dass möglicher Weise der weitere Umwandlungskörper des Eleidins der Haut ein Fett ist, oder wenigstens ein solches aus demselben abgespalten wird.

Ich will hiermit meine Ausführungen über die Verhornung der Oberhautgebilde abschliessen. Wo sich Gelegenheit ergab, habe ich mich bemüht, die durch verschiedene Methoden erhaltenen scheinbar verschiedenen Resultate mit einander in Einklang zu bringen und für jede Erscheinung auch eine Ursache anzugeben. Vielleicht wird sich durch künftige Untersuchungen in einem oder dem anderen Falle herausstellen, dass die hier niedergelegten Anschauungen unzutreffend, die vorgebrachten Erklärungsgründe nicht stichhaltig sind. Ich hoffe, dass mir daraus kein Vorwurf gemacht wird. Blaschko glaubt, dass an den unbefriedigenden Resultaten derartiger Untersuchungen die Chemie die Schuld trage, weil sie uns derzeit noch über die Constitution aller jener Körper im Unklaren lasse, welche hierbei ins Spiel kommen. Wer sich aber mit den feineren Details im Bau der

Zellen beschäftigt, wird alsbald zur Ueberzeugung kommen, dass uns dieser Uebelstand nicht nur bei Arbeiten über die Verhornung, sondern auch auf jedem anderen Gebiete entgegentritt, und dass wir, wo immer eine gewisse Gründlichkeit in der Behandlung des Gegenstandes angestrebt wird, zu Hypothesen greifen müssen, um die alltäglichsten histologischen Erscheinungen zu erklären. Gerade derartige Auseinandersetzungen wirken aber in erhöhtem Maasse befruchtend auf die Wissenschaft, weil sie zu kritischer Nachuntersuchung herausfordern. Wenn meine Arbeit in diesem Sinne von Erfolg begleitet wäre, würde ich damit vollauf zufrieden sein.

Zum Schlusse fühle ich mich gedrängt, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Hofrath v. Ebner, meinen wärmsten Dank für die mannigfache Unterstützung zu sagen, die er mir während dieser Untersuchungen zu Theil werden liess, insbesondere für die gütige Durchsicht aller derjenigen Präparate, auf welche ich mich bei den vorstehenden Ausführungen vor allem stützen zu können glaubte. Aus dem gleichen Grunde bin ich auch Herrn Professor Schaffer zu bestem Dank verpflichtet.

Ich hatte die vorliegende Arbeit bereits abgeschlossen, als das 4. Heft des 47. Bandes dieses Archivs erschien, in welchem ein Aufsatz von P. Ernst, betitelt: „Studien über die normale Verhornung mit Hülfe der Gram'schen Methode" enthalten ist. Da die darin niedergelegten Befunde zahlreiche, in der vorliegenden Arbeit besprochene Punkte berühren, will ich mir erlauben, sie in Kürze einer Besprechung zu unterwerfen und danke gleichzeitig Herrn Geheimrath Waldeyer bestens, mich auf dieselbe aufmerksam gemacht zu haben.

Ernst glaubt sich zur Annahme berechtigt, dass die Gram'sche Methode „die Anfangsstadien der Hornbildung heraushebe". Das ist im Hinblick auf die Färbung der Fibrillen der Haarzellen in einer gewissen Höhe des Schaftes gewiss richtig. Doch dürfte er zu weit gehen, wenn er alle in der Epidermis nach dieser Methode gefärbten Gebilde vom gleichen Gesichtspunkt aus betrachtet. Bekanntlich färben sich auch andere Dinge in derselben Weise und Ernst selbst stellt zum Schlusse seiner Arbeit eine Reihe von solchen zusammen, sodass er sich vor dem

Verdacht sicher glaubt, „als fasste er die Methode als eine specifische histo-chemische Reaktion auf". Wenn aber in anderen Geweben und Organen ab und zu Körper vorkommen, die sich nach Gram tingiren ohne deswegen junge Hornsubstanz zu sein, warum soll dies nicht auch von der Epidermis und ihren Anhangsorganen gelten? Ich möchte diesen Schluss besonders auf die Eleidinschollen in der Huxley'schen Schichte des Haares anwenden, welche gewiss niemals zu Horn werden. Auch die in den Zellen des Stratum corneum der äusseren Haut enthaltenen Fasern, Netze und Krümeln verhornen späterhin niemals. Wenn die Gram'sche Methode eine scharfe Reaktion auf junge Hornsubstanz darstellen würde, dann müsste sie die Zellmembranen in der Uebergangszone zwischen Stratum Malpighii und Str. corneum färben, was sie jedoch nicht thut.

Von besonderem Interesse ist es mir, dass sie in den Hornzellen — wie erwähnt — Fasern und Krümeln sichtbar macht, welche möglicher Weise die unversehrten, respektive zerfallenden Protoplasmafasern darstellen. Auch die feinen Körnchen, welche in den Zellen der Henle'schen Schichte unterscheidbar werden, sind vielleicht Querschnitte der von mir in dieser Schichte beschriebenen Fasern, da Ernst — wie es scheint — ausschliesslich an Querschnitten gearbeitet hat.

Ich glaube, dass diese Methode einen chemischen Körper aufgedeckt hat, welcher in verhornenden Zellen vorkommt und bald an echte, persistirende Hornfibrillen, bald aber auch an Protoplasmafasern oder Eleidingranula gebunden ist. Die nähere Erforschung dieses Körpers muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Literatur-Verzeichniss.

Dasselbe beansprucht durchaus keine Vollständigkeit, sondern enthält nur jene Arbeiten, auf welche im Text Bezug genommen wurde. Wer sich bezüglich der Publicationen über Protoplasmafaserung und Verhornung genau zu orientiren wünscht, möge darüber bei Kromayer, Waldeyer, Grosser und Sticker (Ueber die Entwicklung und den Bau des Wollhaares beim Schafe, Inauguraldissertation Berlin 1887) nachlesen.

1. Aufhammer, Kritische Bemerkungen zu Schrön's Satz: Lo strato corneo trae la sua origine delle ghiandole sudorifere. Verhandl. der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg N. F. 1869.

2. Behn, Studien über die Verhornung der menschlichen Oberhaut. Archiv f. mikrosk. Anat. 39. Bd.
3. Beneke, Ueber eine Modification des Weigert'schen Fibrinfärbeverfahrens. Verhandl. der anatom. Gesellsch. 1893.
4. Bizzozero, Delle cellule cigliate del reticolo malpighiano dell' epidermide. Annal. univers. di medic. Vol. 190, 1864.
5. Derselbe, Sulla struttura degli epiteli pavimentosi stratificati. Rendiconti del R. Istituto Lombardo, Vol. III, 1870, und: Ueber den Bau der geschichteten Plattenepithelien. Untersuchungen zur Lehre der Menschen und der Thiere, herausgegeben von J. Moleschott, XI. Bd.
6. Derselbe, Ueber den Bau der geschichteten Pflasterepithelien. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Histologie, II. Bd. 1885.
7. Blaschko, Ueber den Verhornungsprocess. Verhandl. der deutschen dermatol. Gesellschaft. 1889. Ergänzungsheft zum Archiv f. Dermat. und Syph. und Archiv f. Anat. u. Physiol. Phys. Abth. 1891.
8. v. Brunn, Zur Kenntniss der Haarwurzelscheiden. Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd.
9. F. Buzzi, Keratohyalin und Eleidin. Monatsschrift für proct. Dermat. VIII. Bd.
10. R. y. Cajal, Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épitheliums pavimenteux stratifiés. Intern. Monatschr. f. Anat. und Hist. III. Bd.
11. Carnoy, La Cytodiérèse de l'oeuf. La segmentation de l'oeuf chez les Nématodes. La Cellule. Tome III.
12. Th. Cohn, Ueber Intercellularlücken und Kittsubstanz. Anat. Hefte, V. Bd.
13. Dreysel und Oppler, Beiträge zur Kenntniss des Eleidins in normaler und pathologisch veränderter Haut. Archiv f. Derm. und Syph. 30. Bd. 1895.
14. Drüner, Beitrag zur Kenntniss der Kern- und Zelldegeneration und ihrer Ursachen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. N. F. 21, 1894.
15. V. v. Ebner, Mikroskopische Studien über Wachsthum und Wechsel der Haare. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. in Wien. 74. Bd. 1876.
16. P. Ernst, Ueber die Beziehung des Keratohyalins zum Hyalin. Virchow's Archiv 116. Bd.
17. B. Fischer, Neue Beiträge zur Kritik der Fixirungsmethoden. Anat. Anzeiger 1895.
18. W. Flemming, Mittheilung zur Färbetechnik. Zeitschr. f. wissensch. Mikrosk. I. Bd.
19. Derselbe, Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1885.
20. Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. 37. Bd.

21. Derselbe, Morphologie der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. 3. Bd. 1893.
22. Derselbe, Ueber Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anatom. Hefte, VI. Bd.
23. U. Grosse, Ueber Keratohyalin und Eleidin und ihre Beziehung zum Verhornungsprocess. Inauguraldissert. Königsberg 1892.
24. M. Günther, Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugethierhaares. Inauguraldissert. Berlin 1895.
25. M. Heidenhain, Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Archiv f. mikrosk. Anat. 35. Bd.
26. F. Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd.
27. Derselbe, Ueber regressive Metamorphosen des Zellkerns. Anat. Anzeiger III. Jahrg.
28. Herxheimer, Ueber eigenthümliche Fasern in der Epidermis und im Epithel gewisser Schleimhäute. Archiv f. Derm. u. Syph. 21. Bd. 1889.
29. Hoppe-Seyler und Friedländer, Handbuch der physiologisch und pathologisch-chemischen Analyse. VI. Auflage. Berlin 1893.
30. M. Ide, La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighii. La Cellule, Tome IV.
31. Klebs, Handbuch der allgemeinen Pathologie, Jena 1888.
32. A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebslehre des Menschen. 6. Aufl.
33. K. v. Kostanecki, Ueber die Schicksale der Centralspindel bei karyokinetischer Zelltheilung. Anatom. Hefte, II. Bd.
34. R. Krause, Beiträge zur Kenntniss der Haut der Affen. Inauguraldissert. Berlin 1888.
35. F. Kromayer, Zur pathologischen Anatomie der Psoriasis nebst einigen Bemerkungen über den normalen Verhornungsprocess und die Structur der Stachelzellen. Archiv f. Derm. u. Syph. 1890.
36. Derselbe, Ueber die Deutung der von Herxheimer im Epithel beschriebenen Fasern. Ebenda 1890.
37. Derselbe, Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Archiv f. mikrosk. Anat. 39. Bd.
38. Langerhans, Ueber Tastkörperchen und rete Malpighi. Archiv f. mikrosk. Anat. 9. Bd.
39. Lažansky, Zur Keratohyalin-Frage. Archiv f. Derm. u. Syph. 1890. Ergänzungsheft.
40. G. Lott, Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien. Untersuchungen aus dem Institute für Physiol. und Histol. in Graz. Leipzig 1873.
41. Mertsching, Histologische Beiträge über Keratohyalin und Pigment. Virchow's Archiv, 116. Bd.
42. Mitrophanow, Ueber Intercellularlücken und Intercellularbrücken im Epithel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd.
43. Peremeschko, Ueber die Theilung der thierischen Zellen. II Archiv f. mikrosk. Anat. 17. Bd.

44. W. Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb. VI. Bd.
45. Derselbe, Zur pathologischen Anatomie des Zellkerns. Virchow's Archiv 1886. 103. Bd.
46. Posner, Untersuchungen über Schleimhautverhornung. (Pachydermia mucosae) Virchow's Archiv 118. Bd.
47. H. Rabl, Ueber die Herkunft des Pigmentes in der Haut der Larven der urodelen Amphibien. Anat. Anzeiger. 1894.
48. Derselbe, Ueber Verhornung. Verhandl. der anatom. Gesellsch. 1896.
49. Ranvier, Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de Kératinisation du revêtement epidermique. Comptes rendus de l'Acad. des sciences 1879, t. 89.
50. Derselbe, Nouvelles recherches sur le mode d'union des cellules du corps muqueux de Malpighi. Ebenda t. 89.
51. Derselbe, Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi. Ebenda 1882, t. 95.
52. F. Reinke, Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut. Archiv f. mikrosk. Anat. 30. Bd.
53. Derselbe, Zellstudien. I. Ebenda. 43. Bd.
54. Renaut, Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps muqueux de Malpighi. Comptes rendus de l'Acad. d. sciences 1887. t. 95.
55. G. Retzius und A. Key, Zur Kenntniss der Saftbahnen in der Haut des Menschen. Biol. Untersuchungen. 1881.
56. G. Riehl, Zur Kenntniss des Pigmentes im menschlichen Haar. Vierteljahrsschrift f. Dermat. und Syph. 1884.
57. Rosenstadt, Zellgranula, Keratohyalin und Pigmentgranula. Intern. Monatsschr. f. Anat. und Histol. 10. Bd.
58. H. Schmaus und E. Albrecht, Ueber Karyorrhexis. Virchow's Archiv Bd. 138. Supplementsh. 1895.
59. O. Schrön, Ueber die Porenkanälchen in der Membran der Zellen des rete Malpighii beim Menschen. Moleschott's Untersuch. Bd. IX.
60. M. Schultze, Die Stachel- und Riffzellen der tieferen Schichten der Epidermis, dicker Pflasterepithelien und der Epithelialkrebse. Virchow's Archiv 30. Bd. 1864.
61. F. Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. V.
62. Selhorst, Ueber das Keratohyalin und den Fettgehalt der Haut. Inauguraldissert. Berlin 1890.
63. E. Strasburger, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.
64. Tettenhammer, Ueber die Entstehung der acidophilen Leucocytengranula aus degenerirender Kernsubstanz. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
65. P. Unna, Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12.
66. Derselbe, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Haut. Ziemssen's Handbuch der Hautkrankheiten I.

67. d'Urso, Giorn. nat. Nopolit. I.
68. W. Waldeyer, Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde im besonderen über Haare und Federn. Beiträge zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe J. Henle gewidmet von seinen Schülern, Bonn 1882.
69.* Zabludowski, Der Verhornungsprocess während des Embryonallebens. Mittheilungen aus dem k. k. embryol. Institut der Universität Wien. 1880. II. Bd.
70. Zander, Untersuchungen über den Verhornungsprocess. II. Mittheilung. Der Bau der menschlichen Epidermis. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1888.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX, XX u. XXI.

(Alle jene Abbildungen, bei welchen nicht speciell die Vergrösserung angegeben ist, wurden nach Zeiss, apochrom. Objectiv mit der aequival. Brennweite von 2 mm, und dem Ocular 8 gezeichnet.)

Fig. 1. Partie aus dem Strat. Malpighii der Sohlenhaut. Mensch. Härtung in absolutem Alkohol, Färbung nach Weigert in Anilinwasser-Methylviolett, Nachbehandlung mit Jod-Jodkali, differenzirt in Anilin 1 : Xylol 2. An der in der Mitte gelegenen Zelle ist der Kern nicht zu sehen, sie ist daher nur angeschnitten.

Fig. 2. Zellgruppe aus dem Epithel des Zahnfleisches eines 5 monatlichen menschlichen Embryos. Härtung in Pikrinsäure-Sublimat. Färbung mit Hämatoxylin (Delafield) und Eosin.

Fig. 3—5. Zellen aus einem Carcinom der Unterlippe. Härtung und Färbung wie bei Fig. 2. *R*- rothes Blutkörperchen.

Fig. 6—10. Zellen der Haarrinde aus einem Längsschnitte durch die Wurzel eines Spürhaares. Kaninchen. Fig. 6 knapp ober dem Haarbulbus, Fig. 7, 8, 9, 10 der Reihe nach über einander gelegene Abschnitte des Haares. Härtung und Färbung wie bei 2.

Fig. 11—13. Zellen aus einem Längsschnitt durch die Krallenplatte eines neugeborenen Kätzchens. Fig. 11 der Matrix, Fig. 13 der Spitze genähert. Härtung und Färbung wie bei 2.

Fig. 14—19. Markzellen aus dem Hauptstrahl einer Dunenfeder. Hühnerembryo von 17 Tagen. Die Verhornung der Zellen schreitet von Fig. 14—19 fort. Härtung und Färbung wie oben.

Fig. 20—22. Zellgruppen aus der Linse eines 7 monatlichen menschlichen Embryos, Fig. 20 zeigt normale Kerne, Fig. 21 die beginnende Degeneration, Fig. 22 die Endstadien derselben, welche dem vollkommen Unsichtbarwerden der Kerne vorausgehen. Härtung in Pikrinsäure-Sublimat. Färbung mit Cochenille-Alaun (Czokor).

Fig. 23. Frische Hornzellen, in physiologischer Kochsalzlösung isolirt.

Fig. 24. Zelle aus der tieferen Schichte des Strat. corneum. Sohle.

Meerschweinchen. Härtung in Alkohol. Färbung nach Weigert wie Fig. 1.

Fig. 25. Partie aus dem Stratum corneum der Füsssohle. Mensch. Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 26. Partie aus der Sohlenhaut. Mensch. Ungehärtet zwischen Klemmleberstücken geschnitten, durch kurze Zeit verdaut, mit Hämatoxylin gefärbt. *Str. M.* = Stratum Malpighii, *Str. c.* = Strat. corneum.

Fig. 27—28. Partieen aus der Epidermis der Fusssohle, Mensch. Härtung in Alkohol, Färbung nach Weigert, wie Fig. 1. *Str. M.* = Strat. Malpighii, *Str. c.* = Strat. corneum.

Fig. 29—33. Zellen aus dem Strat. granulosum der Kopfhaut. Menschlicher Embryo aus dem VII. Monat. Härtung in Pikrinsäure-Sublimat. Färbung mit Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 34. Epidermis des Augenlieder eines neugeborenes Kätzchens. Härtung und Färbung wie an den vorhergegangenen Figuren.

Fig. 35. Oberflächliche Zellgruppe aus dem Epithel des Orific. urethrae. 9jähriger Knabe. Härtung und Färbung wie vorher.

Fig. 36—43. Keratohyalinhaltige Zellen aus dem Epithel der Vagina, erwachsene Frauensperson. Härtung und Färbung wie oben.

Fig. 44—47. Zellen aus dem Strat. granulosum des Präputium. 9jähriger Knabe. Härtung wie vorher, Färbung mit Hämatoxylin.

Fig. 48. Partie aus der Huxley'schen Schichte der inneren Wurzelscheide eines Spürhaares. Längsschnitt. Kaninchen. Härtung in Alkohol, Färbung nach Weigert. Gezeichnet mit Zeiss' apochrom. Obj. 4 mm Brennweite, Ocular 8.

Fig. 49. Henle'sche Schichte aus der inneren Wurzelscheide eines Spürhaares, ungefärbt in Glycerin - Wasser eingeschlossen. Gezeichnet mit Zeiss' apochrom. Objectiv 4 mm Brennweite, Comp. Ocular 8.

Fig. 50. Partie aus der quergeschnittenen äusseren Wurzelscheide eines Haares. Mensch. Haut aus der Umgebung des Afters. Härtung in Pikrin-säure-Sublimat. Färbung mit Hämatoxylin-Eosin. Gezeichnet mit Reichert's Objectiv 8, Ocular 3.

Fig. 51. Degenerirende Kerne aus der äusseren Wurzelscheide. Kopfhaut. Menschlicher Embryo aus dem 7. Monat. Um den Kern rechts der zugehörige Zellkörper, der noch etwas Keratohyalin enthält, dazugezeichnet. Härtung und Färbung wie vorher.

Fig. 52. Keratohyalinhaltige Zelle aus der Haut eines 17 Tage alten Hühnerembryos. Härtung und Färbung wie vorher. Flachschnitt.

Fig. 53. Keratoeleidinhaltige Zelle aus der nächst höheren Schichte der Epidermis. Dasselbe Präparat.

Fig. 54. Sohlenhaut. Mensch. Müller'sche Flüssigkeit. Verdaut, Färbung mit Ranvier's Picrocarmin. Gezeichnet mit Reichert's Obj. 2, Ocular 3.

(Aus dem I. anatomischen Institut in Berlin.)

Ueber eine regelmässige Gliederung in der grauen Substanz des Rückenmarks beim Neugeborenen und über die Mittelzellen.

Von

Dr. **P. Argutinsky,**
Professor der Kinderheilkunde in Kasan.

Hierzu Tafel XXII.

Dass eine segmentale Anordnung der Ganglienzellensäulen im menschlichen Rückenmark vorhanden sei, wird von verschiedenen Anatomen behauptet und als sicher bewiesen angesehen; insbesondere gilt das in Betreff der motorischen Zellsäulen der Vorderhörner. Man muss sich aber sagen, dass die positiven Befunde, aus denen auf Segmentation geschlossen wird, nicht gerade als durchaus beweisend zu betrachten sind; ferner ist zu bedenken, dass die vergleichende Anatomie von einem solchen segmentalen Bau der grauen Substanz des Rückenmarks bei den verschiedenen Klassen der Vertebraten nicht viel Thatsächliches mitzutheilen vermag.

Es ist wohl allgemein bekannt, mit welchem Nachdruck G. Schwalbe in seiner Neurologie (1) die Ansicht von einer segmentalen Anordnung der Vorderhornsäulen im Rückenmark des Menschen vertritt; eine Ansicht, welche auch in der von Schwalbe angeregten bekannten Arbeit von Lüderitz „Ueber das Rückenmarksegment" (2) speciell besprochen ist und zu begründen gesucht wird.

Schwalbe erwähnt vor Allem die Angabe von Schiefferdecker (3), dass im Lendenmark des Hundes die Ganglienzellen der vorderen medialen und seitlichen Gruppen des Vorderhorns auf Längsschnitten rosenkranzförmig angeordnet sind und zwar derart, dass breitere Partien mit viel Ganglienzellen mit

dünneren an Ganglienzellen armen Strecken wechseln, wobei die an Ganglienzellen reichen breiten Theile, nach Schwalbe's Ansicht, den Austrittstellen der vorderen Wurzeln entsprechen. Schwalbe findet, dass die vergleichende Anatomie Aehnliches lehrt. Er weist darauf hin, dass Freud (4) die von ihm als „Hinterzellen" benannten Ursprungstellen der sensiblen Wurzeln bei Petromyzon (Ammocoetes) in der Längsrichtung des Rückenmarks bald gehäuft, bald vereinzelt und durch weite Distanzen getrennt findet, dass ferner, nach Stieda (5), die Zahl der Nervenzellen auf Querschnitten des Aalrückenmarks sehr wechselnd ist, und dass viele Querschnitte überhaupt ohne Ganglienzellen sind. Schwalbe ist geneigt, diese wechselnde Vertheilung der Nervenzellen auf eine ursprüngliche Segmentirung zurückzuführen, und zwar derart, dass jedem Körpersegment ein Rückenmarksegment, als gewissermaassen selbständiges Centrum entspricht.

Schwalbe meint ferner, dass das Rückenmarksegment bei den niederen Wirbelthierformen seine Selbständigkeit besser bewahrt habe, als bei höheren und bei jenen vielfach schon äusserlich an der Gliederung des Rückenmarks zu erkennen sei, indem jedem spinalen Nervenpaar eine Anschwellung des Rückenmarks entspreche. Dagegen glaubt er, dass bei höheren Wirbelthieren nur die oben erwähnte, auf dem Längsschnitt rosenkranzförmige Anordnung der Ganglienzellen auf die ursprüngliche Segmentirung hinweise. Er setzt hinzu, dass die Ermittelungen der Physiologie über die Ausbreitung und den Verlauf der Reflexbewegungen vortrefflich mit einer segmentalen Anordnung der Ganglienzellen im Rückenmark harmoniren.

Die Arbeit von Lüderitz (2) sucht Alles zusammenzustellen, was bei verschiedenen Autoren als Hinweis auf den segmentalen Bau des Rückenmarks sich findet und fügt eine eigene auf den Nachweis einer Segmentation gerichtete Untersuchung hinzu, und zwar über das Rückenmark der Ringelnatter, des Kaninchens und des Menschen.

Die von Lüderitz zusammengestellten, von verschiedenen Autoren ermittelten Thatsachen beziehen sich sowohl auf die äussere Form, als auf den inneren Bau des Rückenmarks. In Bezug auf die Form des Rückenmarks erwähnt Lüderitz: a) dass das bandartige Rückenmark von Branchiostoma

aus hintereinander liegenden Anschwellungen bestehen soll (Quatrefages (6)); b) dass am Rückenmark einiger Fische in der Gegend der Nervenursprünge knotenartige Verdickungen (Anschwellungen) vorhanden sind; c) dass bei Schlangen und ebenso bei Anguis fragilis einem jeden Nervenpaar eine kleine rundliche Anschwellung am Rückenmark entspricht.

Den inneren Bau des Rückenmarks betreffend, giebt Lüderitz an: a) dass, nach Schröder van der Kolk (7), da, wo die Nerven in das Rückenmark eintreten, mehr Ganglienzellen vorhanden sind, als in den Interstitien (bei der Kuh); b) dass nach Bidder und Kupffer (8) das Halsmark der langhalsigen Vögel, entsprechend dem jedesmaligen Ursprunge eines Nerven, eine grössere Zahl von Nervenzellen bietet; c) dass nach Stieda (5) beim Hecht, Barsch, Wels und verschiedenen Cyprinusarten die Zahl der Nervenzellen in den Unterhörnern (Vorderhörnern) an den Nervenaustrittstellen bedeutend vermehrt ist. Stieda fand beim Aal und bei der Quappe in einer grossen Anzahl von aufeinander folgenden Querschnitten des Rückenmarks häufig keine Ganglienzellen, wiederum aber einige wenige Zellen (bis zehn), wenn zugleich untere Wurzeln sichtbar waren; d) dass nach Schiefferdecker (3), wie bereits erwähnt, die vorderen medialen und die vorderen lateralen Zellsäulen des Vorderhorns im Lendenmark des Hundes rosenkranzartig angeordnet sind und die breiteren Stellen mit viel Ganglienzellen den Austrittstellen der vorderen Wurzeln zu entsprechen scheinen; e) dass die Freud'schen Hinterzellen des Rückenmarks des Ammocoetes unregelmässig angeordnet sind, indem auf Längsschnitten, wie Freud (4) angiebt, neben Stellen, wo die Hinterzellen gehäuft liegen, sich andere Stellen finden, wo sie nur vereinzelt vorkommen und durch weite Distanzen getrennt sind.

Von seiner Untersuchung über das Rückenmark der Ringelnatter sagt Lüderitz selbst, dass sie für die Frage über den segmentalen Bau des Rückenmarks nicht gerade sehr ergiebig gewesen ist. Er findet in den Vorderhörnern an den Stellen der Wurzelaustritte nur die Ganglienzellen der lateralen Gruppe vermehrt und auch diese nur in mässiger Weise, während eine Vermehrung der übrigen zelligen Elemente der grauen Substanz des Rückenmarks nicht nachzuweisen ist.

Beim Kaninchen schwillt, nach Lüderitz, in der

Mitte eines jeden Rückenmarksegments die graue Substanz etwas an, und diese Zunahme betrifft hauptsächlich die Vorderhörner. Er fügt aber hinzu, dass bei anscheinender Vermehrung des nervösen Zwischengewebes (= der Nervenfasern) und der Ganglienzellen in der Gegend der Anschwellungen die Zählungen der Ganglienzellen sowohl auf Querschnitten, wie auf Längsschnitten im Vergleich mit anderen Stellen keine Differenzen von Bedeutung ergeben.

Ueber seine Befunde am Rückenmark des Menschen sagt Lüderitz S. 493/94, dass man im inneren Bau des Rückenmarks des Menschen nur auf Spuren einer Segmentirung treffe. Eine leichte Verschiedenheit im Bau zwischen dem mittleren Abschnitt und den beiden peripheren Enden des Rückenmarksegments sei nur an den oberflächlichen Theilen des Marks nachzuweisen. Mitunter komme es auch zu einer leichten Verschmälerung der Vorder- und Hinterhörner der grauen Substanz gegenüber den Stellen, wo aussen ein wurzelfreier Zwischenraum vorhanden ist, diese Verschmälerung der Vorder- und Hinterhörner sei aber mit Wahrscheinlichkeit von einer geringeren Menge der in die Hörner eintretenden Wurzelfasern abzuleiten. Was die Ganglienzellensäulen (der Vorderhörner) betreffe, so zeigten zwar dieselben vielfach kleine Unregelmässigkeiten, seien jedoch im Wesentlichen in jeder Höhe des Segments gleich stark entwickelt.

Einige Jahre nach Schwalbe und Lüderitz kommt Waldeyer in seiner Monographie über das Gorillarückenmark (9) ebenfalls auf die Frage von der segmentalen Anordnung der Zellsäulen im Rückenmark zu sprechen und zwar sowohl im Bezug auf den Gorilla, als auch auf den Menschen. Waldeyer stimmt nicht nur vollständig den Angaben von Schwalbe bei, sondern geht noch weiter als Letzterer, indem er beim Gorilla eine Segmentation nicht allein an den Zellsäulen des Vorderhorns, sondern auch an den Clarke'schen Säulen findet. Bei der Beschreibung der motorischen Zellsäulen im Vorderhorn des Cervicalmarks des Gorilla in der Höhe des III. und des proximalen Theils des IV. Halsnerven sagt er: „Sehr deutlich ergab sich durch den Verfolg successiver Schnitte der segmentale Charakter der Gruppen (i. e. der Zellsäulen des Vorderhorns), wie er von Schiefferdecker und Schwalbe (Neurologie) für

das Rückenmark hervorgehoben ist." Waldeyer giebt an, dass die Clarke'schen Säulen sowohl beim Gorilla, wie beim Menschen, nicht bloss auf das Dorsalmark und das obere Lumbalmark beschränkt, sondern auch im Cervicalmark und Sacralmark nachzuweisen sind. Im Cervicalmark des Gorilla in der Höhe des III. Halsnerven findet er die Zellen der Clarke'schen Säulen „ebenfalls und zwar an der typischen Stelle, an der Basis der Hinterhörner zu 2—4 in einer kleinen Gruppe zusammen" und sagt: „Offenbar ist die Anordnung der Zellen (der Clarke'schen Säule) eine segmentale, denn man trifft sie an einer Reihe aufeinanderfolgender Schnitte ununterbrochen an, während sie in voraufgehenden oder folgenden eine Strecke weit fehlen. Die Grösse und rundliche Gestalt dieser Zellen lässt sie unschwer als solche erkennen. Sie gleichen beim Gorilla ganz denen beim Menschen." Von den Clarke'schen Säulen im Dorsalmark des Gorilla in der Höhe des Endgebiets des III. Brustnerven heisst es: „Man zählt 6—12 Zellen auf den successiven Schnitten, so dass Gruppen mit wenigen Zellen und solche mit vielen Zellen abwechseln; von Strecke zu Strecke begegnet man Schnitten ganz ohne Clarke'schen Zellen; ich schliesse daraus auf eine segmentale Anordnung auch der Zellen dieser Gruppe."

Was das menschliche Rückenmark betrifft, so sagt Waldeyer auf pag. 122 von den Zellsäulen der Vorderhörner: „richtig betont Schröder van der Kolk bereits das neuerdings besonders von Schwalbe hervorgehobene segmentale Verhalten der Zellen innerhalb ihrer Säulen". Weiter auf Seite 124: „Auch von Schiefferdecker wird eine regelmässige Ab- und Zunahme der Ganglienzellen (segmentale Anordnung) in der Längsrichtung der grauen Vordersäule angegeben."

Auf eine segmentale Anordnung der Zellsäulen der grauen Substanz des menschlichen Rückenmarks wird auch in den letzten Jahren noch hingewiesen, so z. B. von M. von Lenhossék (10) mit den Worten, dass wir seit Schiefferdecker, Schwalbe und Waldeyer wissen, dass die Zellsäulen der Vorderhörner in der Längsrichtung in den Ursprungsgebieten der einzelnen Wurzeln einen segmentalen Charakter erkennen lassen.

In den oben angeführten Arbeiten werden die Bezeichnungen Segment, Segmentation des Rückenmarks meist in einem allgemeinen Sinne (nämlich in dem einer Sonderung in eine Kette von Gliedern), und nicht in dem speciellen Sinne, welchen die Embryologie und vergleichende Anatomie in diese Worte hineinlegen, gebraucht, so dass es noch eine offene Frage bleibt, ob wir in der Nervenzellenmasse der grauen Substanz des Rückenmarks irgend welche Anordnung, resp. eine Vertheilung der Ganglienzellen haben, welche der ursprünglichen Segmentation, resp. Neuromerenbildung entspräche; eine Vertheilung, welche die den einzelnen Rumpfsegmenten angehörigen Abschnitte des Rückenmarks anatomisch zu sondern gestatten würde.

Offenbar entsprechen die oben angeführten Anschwellungen resp. die Glieder der Zellsäulen gar nicht den Rückenmarksegmenten, da, wie angegeben wird, diese Anschwellungen (Glieder) bei einer Reihe von aufeinanderfolgenden mikroskopischen Schnitten sich schon nach wenigen Querschnitten aufs Neue wieder vorfinden, während einem Rückenmarksegment (im speciellen Sinne des Wortes) der untersuchten Objekte erst eine ganz bedeutend grössere Reihe von Querschnitten entsprechen würde. So findet z. B. Waldeyer im Endgebiet (also nur in einem Theil) des III. Dorsalnerven in den successiven Querschnitten wiederholt das Auftreten und Verschwinden der Zellgruppen der grauen Substanz.

Somit können dieselben durchaus nicht als Segmente aufgefasst werden und wir werden dieselben daher einfach Zellsäulenglieder oder kurzweg Glieder nennen, wobei hier ausdrücklich hervorgehoben werden muss, dass wir diese Bezeichnung keineswegs im Sinne einer metamerischen Gliederung gebrauchen. Ob diese Wiederholungen resp. Zellsäulenglieder in gleicher Anzahl resp. in gleichen Entfernungen von einander in je einem Rückenmarksegment beobachtet werden, darüber geben die oben genannten Untersuchungen keine Aufklärungen.

Sollte eine Gliederung in der grauen Substanz des Rückenmarks beim erwachsenen Menschen sicher nachzuweisen sein, wie es die Angaben mancher Autoren glauben lassen, so wäre es in hohem Grade wahrscheinlich, dass dieselbe in einem oder anderem Stadium der embryonalen Entwicklung des menschlichen Rückenmarks noch klarer, noch unzweideutiger sich zeige. Auch

wäre es sehr möglich, dass darauf gerichtetes Studium des entwickelten oder embryonalen Rückenmarks der dem Menschen näher (oder ferner) stehenden Wirbelthiere noch bessere Aufschlüsse ergeben würde. Weiter wäre es mit Vorbehalt anzunehmen, dass wohl gerade das Dorsalmark der Ort sei, wo wir die von uns vermuthete Zellsäulengliederung des Rückenmarks, wenn dieselbe überhaupt vorhanden ist, in erster Linie suchen müssen. Es ist vor der Hand vielleicht weniger wahrscheinlich, dass dieselbe in der Lenden- und Halsanschwellung mit ihren Segmenten von geringerer Höhe ebenso scharf, wie im Dorsaltheil, sich nachweisen lasse.

Wenn im menschlichen Rückenmark in der That eine gegliederte Anordnung der Zellsäulen der grauen Substanz vorhanden ist, so lässt sich deren Nachweis gewiss am sichersten an Längsschnitten führen. Dazu bedarf man selbstverständlich einer Reihe von Längsschnitten, welche in ununterbrochener Folge durch die ganze Breite des Rückenmarks gelegt sind. Erst eine solche Schnittführung wird uns einen zweifellosen Nachweis der etwa vorhandenen gegliederten Anordnung der Zellsäulen ermöglichen und zugleich die Ausdehnung sowie die Abstände der einzelnen Glieder (= Zellgruppen) zeigen. Es liegt auf der Hand, dass sich zu diesem Zweck das Studium der Querschnitte allein durchaus nicht eignet. Denn wir sehen an einem Querschnitt nur einen Theil eines Gliedes, also können wir ohne complicirte plastische Reconstructionen unmöglich einen Ueberblick über das gegenseitige Verhältniss der einzelnen Glieder haben.

Die nachfolgende Untersuchung ist an neugeborenen Kindern und zum Theil an reiferen menschlichen Föten ausgeführt. Das Material verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. W. Nagel, dem ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

Zur Untersuchung diente möglichst frisches Material, wo möglich nur wenige Stunden nach dem Tode entnommen. Mit seltenen Ausnahmen wurde das Rückenmark für sich allein gehärtet. Nach einem medianen Weichtheilschnitte vom Hinterhaupt bis zum Steiss wurde ein Hauptmuskellappen nach beiden Seiten zurückpräparirt und

so die Wirbelbögen blosgelegt. Dann wurde zwischen Hinterhaupt und Atlas mit einer kleinen Knochenzange eingegangen und durch Abtragung sämmtlicher Wirbelbögen der ganze Duralsack des Rückenmarks bis zur unteren Hälfte des Kreuzbeins freigelegt. Hierauf wurde durch vorsichtige Durchschneidung der Durafortsätze sammt der Rückenmarknerven an den Intervertebrallöchern der geschlossene Duralsack frei abpräparirt und nach schonender Abtrennung von der Medulla oblongata das in der Dura eingeschlossene Rückenmark mit der Cauda equina aus dem Wirbelcanal herausgenommen.

Als Härtungsflüssigkeit diente meist Alcohol von 96 %, seltener die Müller'sche Flüssigkeit. Nach Eröffnung der Dura durch zwei Längsschnitte, einen vorderen und einen hinteren, wurde das Rückenmark in einem hohen Cylinder mit reichlicher Menge von Härtungsflüssigkeit, beschwert durch einen leichten Glasstab, aufgehängt. Die Alkoholhärtung dauerte nur wenige Tage. Dann wurde das Rückenmark in Celloidin eingebettet und in 80 % Alkohol aufbewahrt. Bei Härtung in Müller'scher Flüssigkeit wurde das Rückenmark aus der Flüssigkeit, ohne es in Wasser auszuwaschen, nach H. Virchow (11) in steigendem Alkohol im Dunkeln nachgehärtet, dann in absoluten Alkohol übergeführt, ebenfalls in Celloidin eingebettet und in 80 % Alkohol aufgehoben. Erst unmittelbar vor der Untersuchung wurde das betreffende Rückenmark in Blöcke von etwa $^3/_4$ — 1 cm Höhe getheilt, hierauf in gewünschter Lage auf Korken befestigt und mit dem Mikrotom in vollständige Serien von gleich dicken Schnitten (20—40 Mikren, je nach den verschiedenen Serien) zerlegt.

Es wurde vor Allem das Dorsalmark untersucht, weniger das Lumbal- resp. Cervicalmark und hauptsächlich Serien von Frontallängsschnitten hergestellt, seltener sagittale Längsschnitte, ebenfalls in Serien. Das Studium der Längsschnittpräparate eines Abschnittes wurde durch eine genaue Untersuchung der Querschnitte der angrenzenden Partien desselben Rückenmarks ergänzt.

Zum Zweck der besseren Differenzirung der einzelnen Gewebstheile wurden vorwiegend Doppel- und Dreifachfärbungen angewandt. Nach einer leichten Hämatoxylinfärbung, wozu stets die verdünnte Delafield'sche Lösung in Anwendung kam, wurden die Präparate entweder im Urancarmin von Schmauss (12) nachgefärbt, oder nach van Gieson (13) in eine Auflösung von saurem Fuchsin in gesättigter wässeriger Pikrinsäure übertragen. Beide Färbungsmethoden gaben nach Härtung in Alkohol (96 %) ganz ausgezeichnete Resultate. Es wurde auch nach Nissl (14) mit Seifenmethylenblau gefärbt, oder auch bloss Hämatoxylinfärbung (Delafield'sche Lösung) angewandt.

Das Alter der von mir neben den Neugeborenen benutzten reiferen Föten konnte leider nicht genau bestimmt werden. Ich war nur auf die unsichere Verwerthung der Körper- resp. Steissscheitellänge angewiesen, denn ich hatte den Grad der Markscheidenbildung an der weissen Substanz des Rückenmarks nicht bestimmt. Die ge-

ringste Körperlänge war 38 cm (resp. Steissscheitellänge = 25 cm), entsprach also dem 8. Fruchtmonat.

Herrn Geheimrath Waldeyer sage ich für die freundliche Unterstützung mit Rath meinen besten Dank.

Nehmen wir zur Untersuchung einen etwa 1 cm hohen Block aus dem oberen, mittleren oder unteren Dorsalmark eines Neugeborenen und zerlegen ihn in eine lückenlose Serie von gleich dicken, genau frontalen Schnitten von etwa 25—30 mikr. (ev. auch 20 od. 40 mikr.). Bevor wir uns zu denjenigen Schnitten wenden, die dicht hinter dem Centralkanal oder auch noch in der Ebene des Centralkanals gelegen sind — auf diese besonders kommt es an — verschaffen wir uns einen Ueberblick über die ganze Frontalschnittserie, indem wir bei den am meisten ventral liegenden (vorderen) Schnitten beginnen. Betrachten wir zunächst der Reihe nach die Schnitte, welche durch die Vorderstränge, weiter die durch Vorder- und zum Theil Seitenstränge hindurchgehen. In den darauf folgenden Schnitten treffen wir zwischen Vorder- und Seitensträngen die graue Substanz der Vorderhörner, und zwar die Säulen der grossen motorischen Ganglienzellen mit ihren chromophilen Schollen und ihren verzweigten Dendriten. An diesen motorischen Ganglienzellen-Säulen der Vorderhörner bemerkt man an unseren Präparaten bei einer flüchtigen Durchmusterung derselben nichts, was auf eine Segmentation oder eine Gliederung hindeuten könnte. In den weiter dorsalwärts sich anschliessenden Schnitten hören die motorischen Zellsäulen auf, und in der grauen Substanz der Vorderhörner treten nun meist kleinere und mehr zerstreute Nervenzellen auf. Weiter dorsalwärts gehen die Schnitte der Reihe nach durch die vordere Commissur, durch den Centralkanal, die hintere Commissur, durch die vorderen (ventralen) Abschnitte der Clarke-schen Säulen, durch die centralen Theile dieser Säulen und die hinteren Abschnitte derselben. Noch weiter dorsalwärts folgen dann die Schnitte durch Theile hinter den Clarke-schen Säulen: durch die Hinterstränge, Hinterhörner und Seitenstränge und schliesslich durch die Hinterstränge allein. Auch an den Clarke'schen Säulen sieht man bei der Durchmusterung unserer frontalen Längsschnitte gewöhnlich nichts, was als Gliederung oder Segmentation aufgefasst werden könnte. Ein

ganz anderes Bild dagegen bietet sich uns in den lateralen Gebieten der grauen Substanz in den Schnitten, welche dicht hinter dem Centralkanal liegen und auch in einer Anzahl von denjenigen, die in der Ebene des Centralkanals gelegen sind.

Trifft ein möglichst genau frontal angelegter Längsschnitt den Centralkanal (siehe Tafel XXII, Fig. 1), oder aber den ventralen Abschnitt der Clarke'schen Säulen, so sieht man jederseits in den lateralen Theilen der grauen Substanz, etwas einwärts von jedem der Seitenstränge, eine parallel der Längsaxe des Rückenmarks angeordnete Reihe annähernd gleich grosser Gruppen von kleineren Nervenzellen durch die ganze Länge des Präparats sich hinziehen; Gruppen ohne jegliche Verbindung unter einander und durch ungefähr gleiche Zwischenräume getrennt. Ist beim Anfertigen der Längsschnitte die Schnittrichtung keine ganz genau frontale gewesen, und hatte der Schnitt auf der einen Seite des Rückenmarks mehr dorsalwärts liegende Theile getroffen, als auf der anderen Seite, so ist gewöhnlich die Reihe der Zellgruppen nur auf einer Seite zu beobachten, während erst in den weiter ventralwärts oder weiter dorsalwärts gelegenen Schnitten dieser Serie die entsprechenden Zellgruppen der anderen Seite vom Schnitte getroffen werden und demgemäss natürlich die vorher beobachteten Gruppen fehlen.

Die beschriebenen Zellgruppen bleiben auf jeder Seite des Rückenmarks — sowohl rechts, als links — im äusseren Drittel der grauen Substanz liegen, bald näher dem lateralen, bald näher dem medialen Rande dieses Drittels der grauen Substanz. Wenn auch immer nahe am medialen Rande der Seitenstränge in der Schnittebene gelegen, ziehen doch die Zellgruppen nie unmittelbar an den Seitenstrang heran. Die Entfernung der Zellgruppen vom Seitenstrange derselben Seite ist in einem und demselben Schnittpräparate im Grossen und Ganzen gleich bleibend, das ist weniger der Fall in verschiedenen Präparaten derselben Serie (von demselben Block), auch in Präparaten aus verschiedenen Blöcken desselben Dorsalmarks und namentlich in Präparaten von verschiedenen Rückenmarken.

Verfolgt man, von dem auf Taf. XXII, Fig. 1 abgebildeten frontalen Längsschnitt ausgehend, die nächsten ventralwärts und namentlich dorsalwärts folgenden Schnitte derselben Frontalschnittserie, so findet man die Gruppen nur in einer geringen Anzahl

von aufeinander folgenden Schnitten — bei Schnitten von 30 mikr. Dicke in höchstens 10—12 Schnitten — und zwar sieht man in allen diesen Schnitten jede Zellgruppe scharf von den anderen isolirt. In den weiter folgenden Schnitten, sowohl ventralwärts als dorsalwärts, hören sie alle zu gleicher Zeit auf.

Die Zellgruppen zeigen in frontalen Längsschnitten verschiedene Umrisse. In der Mehrzahl der Fälle ist der horizontale (d. h. von rechts nach links gerichtete) Durchmesser der Zellgruppe der grössere, seltener kommt ihm der verticale Durchmesser gleich. Es kann aber der horizontale (= quere) Durchmesser die Höhenausdehnung der Zellgruppe $1^1/_2$—2 mal und mehr übersteigen; dies findet man namentlich in den Fällen, in denen die Zellgruppen, zwar wie immer, im äusseren Drittel der grauen Substanz liegen, doch wo sie alle in etwas grösserer Entfernung vom Seitenstrange als sonst in der betreffenden Schnittserie getroffen werden.

Vergleicht man die verticalen Entfernungen zwischen den Zellgruppen mit den Höhendurchmessern derselben, so findet man, dass die Abstände zweier benachbarter Gruppen merklich grösser sind, als die Durchmesser der Gruppen selbst. Ich messe die Höhenausdehnung der Zellgruppe im Durchschnitt gegen 0,1 mm, dagegen die verticale Entfernung zwischen den Centra zweier benachbarter Zellgruppen gegen 0,3 mm (0,25—0,3—0,35 mm), also kommen im Durchschnitt auf je ein Millimeter Höhe (Länge des Dorsalmarks des Neugeborenen jederseits 3 solche Zellgruppen. Die Breitenausdehnungen der Zellgruppen, d. h. die Ausdehnungen von rechts nach links, finde ich im Schnitt jederseits über 0,1— 0,2 mm betragend (und darüber), bei einer Gesammtbreite des Dorsalmarks von $4^1/_2$—5 mm und bei einer Breite der grauen Substanz von einem Seitenstrang bis zum anderen von $2^1/_2$—3 mm. Die Umrisse der einzelnen Zellgruppen im Schnitt sind selten eckige, die verschiedenen Ränder selten gerade Linien, meist sind die Contouren von Bogenlinien gebildet und, wie schon erwähnt, übertrifft die Breite meist die Höhe, ebenso ist manchmal der laterale Rand höher als der mediale.

Zwar gehören die Zellen unserer Gruppen zu den sogenannten „kleineren Nervenzellen", aber der Grössenunterschied zwischen denselben und den „grossen" motorischen Zellen des Dorsalmarks und den grösseren Clarke'schen Zellen ist beim

Neugeborenen ein geringer, weil die motorischen Vorderhornzellen und die Clarke'schen Zellen noch nicht die Grösse erreicht haben, die wir beim erwachsenen Menschen beobachten[1]). Als das Mittel von vielen Messungen finde ich die Länge unserer Zellen 37 mikr., ihre Breite dagegen nur 17,5 mikr., während in derselben Längsschnittserie der grössere Durchmesser der motorischen Vorderhornzellen 42 mikr. und der kleinere Durchmesser 26,5 mikr. im Mittel ergeben haben und für die grösseren Clarkeschen Zellen dieselben Maasse 41 mikr. und 37,5 mikr. betragen.

Die Zahl der Zellen in einer Gruppe ist in den Frontalschnitten je nach der Dicke des Schnitts natürlicherweise eine verschiedene; wenn der Schnitt mässig dick ist, und die Zellen dicht gelagert sind, so finde ich in der Schnittebene im Durchschnitt 20—25 und mehr Zellen in einer Gruppe; ist dagegen der Schnitt dünn und die Zellen weniger dicht zusammenliegend, so zähle ich nur 12—15 bis 20 Zellen. Man findet in der Höhenausdehnung der Zellgruppe im Durchschnitt etwa 4—6 Zellbreiten, in der Querausdehnung der Gruppe, das heisst von rechts nach links, zählt man ungefähr 5—6 Zelllängen[2]). Bei einer stärkeren Vergrösserung (Immersion $^{1}/_{12}$, Oc. 3 Zeiss) sieht man in den Zellen unserer Gruppen chromophile Schollen in der Grundsubstanz der Zelle; man sieht einen grossen blassen, scharf abgegrenzten Kern und in demselben ein intensiv gefärbtes Kernkörperchen.

Diese Zellgruppen finden sich in der ganzen Ausdehnung des Dorsalmarks gleichmässig vor; aber sie sind, wie wir alsbald sehen werden, zugleich auch auf das Dorsalmark beschränkt. Macht man frontale Längsschnitte 1. an der Grenze zwischen Dorsalmark und Lendenanschwellung, 2. an der Grenze zwischen Dorsalmark und Cervicalanschwellung, so zeigen sich folgende Verhältnisse. Sobald die für die Lendenanschwellung charakteristischen motorischen Zellsäulen auftreten, sobald die Verbreiterung der Vorderhörner stattfindet, hören unsere Zellgruppen ganz auf. Etwas anders verhalten sich die Zellgruppen nach oben hin, d. h. an der Grenze zwischen Dorsalmark und Hals-

1) So sind im Dorsalmark des Erwachsenen die Längendurchmesser der motorischen Vorderhornzellen und der Zellen der Clarkeschen Säulen mehr als doppelt so lang, als beim Neugeborenen.

2) Die Gesammtzahl der Zellen einer Gruppe möchte vielleicht etwa gegen 200 sein.

anschwellung. Beim Beginn der Halsanschwellung im Bereiche des I. Dorsalsegments, nach dem Auftreten der für diese Anschwellung charakteristischen motorischen Zellsäulen hören die Zellgruppen nicht sogleich auf, sondern überschreiten ein wenig die Grenze des Dorsalmarks.

Wenden wir uns jetzt zu der Frage, in welchen Beziehungen diese im vorhergehenden beschriebenen Zellgruppen zu denjenigen Ganglienzellenarten der grauen Substanz des Rückenmarks stehen, welche hinsichtlich ihrer Lage und Leistung schon länger und besser bekannt sind. Dass unsere Zellgruppen nicht etwa zu den eigentlichen motorischen Zellsäulen der Vorderhörner gehören, welche aus grossen Ganglienzellen bestehen und im Dorsalmark auf den vorderen Theil des Vorderhorns beschränkt sind, ist nach dem vorhergehenden klar. Aus dem Längsschnittbild könnte man vermuthen, dass man es vielleicht mit den Zellen des Seitenhorns, mit den sogenannten Seitenhornzellen zu thun hätte. Obgleich unsere Zellgruppen in der That, ihrer Lage im Querschnitt nach, nicht sehr weit von den Seitenhornzellen liegen müssen, so ergiebt sich doch aus der Betrachtung der Längsschnitte, dass dieselben keine Seitenhornzellen sein können. Erstens, weil unsere Zellgruppen nicht ganz bis zu dem Seitenstrang reichen, während die Seitenhornzellen nicht allein unmittelbar an ihn herantreten, sondern fast immer den medialen Rand des Seitenstrangs lateralwärts noch überschreiten, indem dieselben zum Theil in die weisse Substanz selbst übergehen; und zweitens, weil in unseren Präparaten (im Rückenmark des Neugeborenen) die eigentlichen Seitenhornzellen nur in frontalen Ebenen zu finden sind, welche v o r dem Centralcanal liegen. Dieselben verschwinden in den frontalen Längsschnitten bereits vor der Ebene des Centralkanals, während unsere Zellgruppen, wie wir bereits öfters erwähnt haben, mehr dorsalwärts sich finden. Eine durch die hintere Commissur der grauen Substanz gelegte Frontalebene bleibt in unseren Präpaparaten immer hinter den Seitenhornzellen, jedoch trifft diese Ebene stets die von uns beschriebenen Zellgruppen. Unsere Zellgruppen werden sogar stets von den Frontalebenen getroffen, welche noch weiter dorsalwärts liegen.

Einen genaueren Aufschluss über die topographische Lage und systematische Stellung sowie über ihr Verhältniss zu den

Seitenhornzellen werden wir erst an Querschnitten erlangen, zu denen wir nun übergehen. Wir finden, dass an vielen Querschnitten auf beiden Seiten der grauen Substanz, nach hinten und medianwärts von den Seitenhornzellen, eine ziemlich scharf umschriebene gewöhnlich aus nicht sehr zahlreichen Zellen bestehende Gruppe zu beobachten ist, welche sowohl durch ihre Lage, als durch die Richtung ihrer Zellen charakterisirt ist. Zugleich aber bemerken wir auch, dass diese Zellgruppen an manchen Querschnitten auf der einen oder der anderen Seite fehlen. Ebenso fehlen auch hier und da die Seitenhornzellen auf einer Seite — sehr selten zugleich auf beiden Seiten, — doch kommt das Fehlen unserer Zellgruppen bei weitem häufiger vor. Unsere Zellgruppen, welche sich, wie erwähnt, im Mittelgebiet der grauen Substanz zwischen Vorder- und Hinterhorn finden, gehören daher zu der Zellenkategorie, die Waldeyer (9) „Mittelzellen" genannt hat, und wir werden dieselben im weiteren einfach Mittelzellen, Mittelzellengruppen nennen. In dasselbe mittlere Gebiet der grauen Substanz gehören auch die Seitenhornzellen, welche funktionell sich wahrscheinlich nicht von den Mittelzellen in unserem Sinne trennen lassen, aber da jene Zellen ihren specifischen Namen der Seitenhornzellen schon seit längerer Zeit besitzen, so werden wir im weiteren die Bezeichnung Mittelzellen nur für unsere Gruppen gebrauchen.

Die Mittelzellen finden sich zwar immer in der Nachbarschaft der Seitenhornzellen, jedoch bald näher an denselben, bald etwas weiter von ihnen entfernt. Gewöhnlich liegen die Mittelzellen dicht an der äusseren Einbuchtung des mittleren Gebiets der grauen Substanz an dem Abgange des Hinterhorns, anderes Mal trifft man sie näher zum Seitenhorn und zu den Seitenhornzellen hin, wiederum in anderen Fällen liegen sie dicht an den Seitenhornzellen, ja in unmittelbarem Contact mit denselben, so dass es den Anschein gewinnt, als ob die Mittelzellen zu den Zellen des Seitenhorns sich hinzugesellt hätten. In selteneren Fällen findet man die Mittelzellen allerdings nicht mehr an der so eben bezeichneten Stelle, d. h. an der äusseren Einbuchtung der grauen Substanz, sondern mehr oder weniger medianwärts davon gelagert. Dass auch die so gelagerten Zellgruppen nichts anderes, als unsere Mittelzellengruppen sind,

geht daraus hervor, dass sich zwischen diesen beiden Lagerungsweisen der Mittelzellgruppen alle Uebergänge nachweisen lassen; weiter daraus, dass ausser der als Mittelzellengruppen beschriebenen und der Seitenhornzellsäulen wir sonst keine andere abgesonderte Zellgruppe weder an Querschnitten, noch an den Frontallängsschnitten im Mittelgebiet der grauen Substanz des Dorsalmarks finden, sondern nur zerstreute Zellen; schliesslich spricht dafür, dass es Mittelzellen sind, der Umstand, dass wenn jene näher zur Medianlinie gelegene Zellgruppe zu sehen ist, die Mittelzellgruppe in ihrer gewöhnlichen Stelle fehlt.

Dürfte man aus den oben erwähnten Bildern einen Schluss über den Ursprung und etwaige Lageveränderung der Mittelzellgruppen ziehen, ohne die vorhergehenden Entwicklungsstadien des menschlichen Rückenmarks darauf hin untersucht zu haben, so könnte man annehmen, dass die Mittelzellgruppen eine Wanderung aus dem medialen, näher dem Centralkanal gelegenen Gebiet der grauen Substanz nach dem lateralen Gebiet derselben durchmachen und zwar zu einer Zeit, zu der die Vorderhornzellsäulen und die Clarke'schen Säulen ihre definitive Lage schon lange eingenommen haben.

In einigen frontalen Längsschnitten sieht man, wie aus den Zeichnungen ersichtlich, auf jeder Seite des Rückenmarks eine ziemlich dichte Reihe von schmalen, ungefähr paralell zu einander lateralwärts ziehenden Nervenbündeln, welche nur aus wenigen Nervenfasern bestehen (Fig. 1 u. 2). Der Abstand derselben von einander ist gering und lange nicht so gross, wie der zwischen unseren Mittelzellgruppen. Die Durchsicht derjenigen aufeinanderfolgenden frontalen Längsschnitte, in denen diese Bündel vorhanden sind, zeigt uns, dass diese Nervenbündel vor dem vorderen Umfange der Clarke'schen Säulen beginnen und in den Seitenstrang derselben Seite sich einsenken. Es sind die Flechsig'schen „horizontalen Kleinhirnbündel" (15). Auf Querschnitten dagegen sieht man diese Bündel am medialen Theil des vorderen (ventralen) Umfanges der Clarke'schen Säule auftreten, ein wenig nach vorne ziehen und hierauf unter einem fast rechten Winkel lateralwärts abbiegen. Dann entfaltet sich das Bündel fächerförmig in einige noch feinere Bündel, welche sämmtlich in sanften Bögen lateralwärts ziehen und sich in den

Seitenstrang einsenken. Eins (oder einige) von diesen feineren Bündeln zieht vor dem Seitenhorn, ein zweites durch das Seitenhorn, ein drittes (oder mehrere) hinter dem Seitenhorn in den Seitenstrang hinein. Bei dem Uebergang in denselben sieht man das letzte Bündel bald vor, bald durch, bald hinter der Mittelzellgruppe seinen Weg nehmen. Auf frontalen Längsschnitten sieht man ebenfalls, dass die Faserbündel sowohl zwischen den Mittelzellengruppen, als durch die Gruppen selbst zum Seitenstrang ziehen und im Seitenstrang sich in einzelne Nervenfasern auflösen, welche in steilem oder in sanftem Bogen in die Längsrichtung und zwar nach oben hin (d. h. kopfwärts) übergehen und so weiter verlaufen (Taf. XXII).

Wie verhalten sich diese Faserbündel zu den Mittelzellgruppen?

Diese Anordnung der Faserbündel könnte den Gedanken erwecken, als ob dadurch das Auftreten der Mittelzellen in Gruppen bedingt würde und erklärt sei. Eine solche Annahme erweist sich jedoch als durchaus ungerechtfertigt: denn erstens ziehen die Faserbündel, wie wir eben sahen, ebenso durch die Mittelzellengruppen, als zwischen ihnen hin; zweitens zeigen die Nervenbündel durchaus keine Gleichmässigkeit weder in ihren gegenseitigen Abständen, noch in ihrer Stärke; schliesslich, drittens, treten die Bündel, wie wir erwähnten, in viel geringeren Abständen von einander auf, als die Mittelzellgruppen.

Zu demselben Schlusse kommen wir auch in Betreff des Verhaltens der Mittelzellgruppen gegenüber den Blutgefässen, die sich in dem Gebiete derselben, d. h. in der Gegend des Seitenhorns und in den angrenzenden Theilen der grauen Substanz, vorfinden. Wenn man nicht über Injektionspräparate verfügt, so sieht man am besten an in Formol (nach den Angaben von Gerota (16) gehärteten Präparaten, dass dieses Gebiet seine arteriellen Gefässe aus zwei Quellen erhält. Einmal sind es kleine Aeste der Centralarterien des betreffenden Vorderhorns, dann aber sind es die Arterien, welche sich direkt in den Seitenstrang von Aussen her einsenken und von der Peripherie des Seitenstrangs zur grauen Substanz ziehen und in dem Seitenhorngebiet sich auflösen. Verfolgt man die Verästelungen der genannten Gefässe, so kann man sich überzeugen, dass weder die Endzweige der Centralarterien noch die End-

zweige der vom Seitenstrang kommenden Arterien eine regelmässige Vertheilung zeigen, so dass man auch nicht entfernt daran denken kann, dass die Sonderung der Mittelzellen in metamere Gruppen durch die Gefässvertheilung bedingt wäre. Also weder die Anordnung der Nervenbündel — der horizontalen Kleinhirnbündel Flechsigs —, noch die Anordnung der Blutgefässe erklärt uns die Metamerie der Mittelzellen und wir müssen daher die regelmässige Längsreihe der Mittelzellgruppen als eine selbstständige und keine sekundäre Bildung ansehen.

Für das Verständniss der Mittelzellen ist ein näheres Eingehen auf die Seitenhornzellen vielleicht von einigem Werth. Wenden wir uns jetzt zu einer Betrachtung der Seitenhornzellen zunächst auf frontalen Längsschnitten. Im Gegensatz zu den Mittelzellen, deren Säulen wir ausnahmslos in jeder Serie von Frontallängsschnitten ganz regelmässig gegliedert fanden, treffen wir an einem Schnitt, welcher durch die Spitzen der Seitenhörner geht, die Seitenhornzellen gewöhnlich in einer mehr weniger ununterbrochenen Zellsäule, welche nicht allein bis an die Grenze des Seitenstrangs reicht, sondern zum Theil in den Seitenstrang selbst übergreift. Während man in einem solchen Frontalschnitte meist keine oder wenig Unterbrechungen an der Seitenhornzellsäule findet, trifft man in einigen der anschliessenden Frontalschnitte, die mehr ventralwärts, oder sicherer in denjenigen die mehr dorsalwärts liegen, an den getroffenen Theilen der Seitenhornzellsäulen abwechselnd Anschwellungen und Verschmälerungen, ja man findet selbst Unterbrechungen, manchmal sogar in grösserer Zahl und in mehr oder weniger gleichen Abständen. Dieser Befund an der Seitenhornzellsäule darf aber der auf frontalen Längsschnitten scharf ausgesprochenen Gliederung der Mittelzellsäulen keineswegs gleich gestellt werden.

Wenden wir uns jetzt zu einer Betrachtung der Seitenhornzellen auf Querschnitten, so sehen wir, dass sie in mancher Beziehung von den Mittelzellen sich unterscheiden. Zunächst in ihrer Richtung. Diese ist in beiden Zellarten eine horizontale, d. h. sie liegt in einer zur Längsachse des Rückenmarks senkrechten Ebene; aber während die Seitenhornzellen auf Rückenmarkquerschnitten meist direkt lateralwärts gerichtet sind, so sieht man die Mittelzellen, wenn sie in ihrer gewöhnlichen Lagerungsweise in der äusseren Einbuchtung des mittleren Gebiets

der grauen Substanz am Abgange des Hinterhorns getroffen werden, eine Richtung von vorn und innen nach hinten und aussen einhalten, so dass die Richtungen der Mittelzellen auf beiden Seiten des Rückenmarks mit einander einen nach hinten offenen Winkel bilden. Zweitens, bemerkt man, dass während die Zellform sowohl der Mittelzellen als der Seitenhornzellen mehr oder weniger zu einer elliptischen, spindeligen sich gestaltet, die letzteren viel mehr abgeplattet und in ihrer Breite viel schmäler werden, die ersteren dagegen breiter, protoplasmareicher bleiben.

Eine wichtige Ergänzung der von uns an Frontallängsschnitten und an Querschnitten gewonnenen Resultate giebt eine genaue Untersuchung der sagittalen Längsschnitte des Dorsalmarks. Die Bilder der Sagittallängsschnitte sind nicht nur an und für sich lehrreich, sondern liefern auch im Bezug auf die Seitenhornzellsäule neue Thatsachen. Wenn ein sagittaler Längsschnitt durch die Zellen der Mittelzellgruppen geht, so sehen wir, dass diese Zellgruppen auch an diesen Schnitten scharf von einander isolirt sind. Im Einklang mit dem, was wir früher gefunden haben, sehen wir im sagittalen Längsschnitt die Mittelzellgruppen als kleine kreisförmige Zellanhäufungen in gleichmässigen Entfernungen von einander auftreten. In Sagittalschnittserien trifft man die Mittelzellgruppen in einer geringeren Zahl von Schnitten, als auf den Frontalschnittserien; auch fällt manchmal das eine oder das andere Glied (= Zellgruppe) der Kette aus, eben weil, wie wir oben gesagt haben, diese Gruppen nicht alle gleich weit lateralwärts reichen.

Bei Betrachtung einer Reihe von aufeinander folgenden sagittalen Längsschnitten treffen wir aber noch eine andere Längskette von Zellgruppen, und zwar in der Nähe der Mittelzellgruppen wieder. Diese ist die Seitenhornzellsäule. Sie liegt allerdings nur selten mit den Mittelzellengruppen in einem und demselben Schnitte, da sie etwas mehr lateralwärts und nach vorn von den Mittelzellgruppen gelegen ist. Wegen dieser gegenseitigen Lage bekommt man besonders auf genau sagittal geführten Schnitten in den meisten Fällen beide Zellsäulen nicht auf einmal zu sehen. Entweder sieht man nur die Seitenhornzellsäule, oder es sind die Mittelzellgruppen gut getroffen, und von der anderen Zellsäule sieht man dann nichts oder stellenweise nur Bruchstücke.

Verfolgt man die Seitenhornzellsäule in einer Serie von Sagittallängsschnitten, vom Seitenstrang zur Mittellinie vorschreitend, so sieht man, wenn man dem Seitenhorn sich nähert, erst eine oder ein paar Längsreihen von einzelnen Zellen, wie Perlschnüre, zwischen den Längsfasern des Seitenstrangs angeordnet. Dann werden diese einzelligen Reihen zahlreicher. Darauf kommen wir erst in das Bereich der grauen Substanz des Seitenhorns, dann zur Basis desselben und endlich in das weite laterale Feld des mittleren Gebiets der grauen Substanz. (Das Hinterhorn, sowie das Vorderhorn lasse ich hier unberücksichtigt.) Wenn wir in die Seitenhornzellsäule gekommen sind, so bemerken wir auf einigen wenigen aufeinander folgenden Schnitten, dass auch diese Säule ohne Zweifel eine Gliederung erkennen lässt, und zwar weit besser, als auf frontalen Längsschnitten. Die einzelnen Glieder der Seitenhornzellsäulen (d. h. die einzelnen Zellgruppen) sind zwar grösser, als die Mittelzellengruppen, doch sind die Abstände zwischen den Centren zweier Gruppen sowohl bei den Seitenhornzellen, wie den Mittelzellen gleich, so dass beide Zellsäulen Ketten bilden, welche gleich viele und gleich gelagerte Glieder besitzen. Die verschiedene Grösse der Zellgruppen bei gleichen Abständen der Centra derselben macht es klar, dass in den beiden Säulen der freie Raum zwischen zwei Zellgruppen ein verschiedener sein muss; naturgemäss ist er in der Seitenhornzellsäule kleiner, ja er kann ausnahmsweise so klein werden, dass in der Seitenhornzellsäule die eine Gruppe fast unmittelbar an die nächste Gruppe heranreicht. Kommt es, wie man es an gewissen Schnitten sieht, hier noch zu einer innigeren Berührung, zu einem unmittelbaren Uebergang der einen Gruppe in die andere, so finden wir, statt der Zellgruppenreihe, eine mehr oder weniger ununterbrochene Zellsäule. Der Charakter der Gruppen ist am besten im medialen, diejenige der ununterbrochenen Zellfolge im lateralen Abschnitt der Seitenhornzellsäule ausgeprägt.

Kehren wir aber nun zu den Mittelzellgruppen zurück und verfolgen wir ihre Beziehungen zu der Gefässvertheilung im Rückenmark.

Die Untersuchungen von Kadyi (17) haben unsere Kenntnisse von der Gefässversorgung des Rückenmarks bekanntlich bedeutend erweitert. Vor allem durch den Nachweis einer

segmentalen Anordnung der zum Rückenmark tretenden Gefässe (Radicalarterien (und Venen)), ferner durch das, was Kadyi in Bezug auf Centralarterien des Rückenmarks gefunden hat. Wie wir nun wissen, gehen von der Arteria spinalis anterior, die als eine Verschmelzung von zwei parallelen vorderen Längsarterien anzusehen ist, unter rechtem Winkel zahlreiche Zweige in geringen Abständen von einander in der Fissura longitudinalis anterior ab, welche direkt bis in die vordere Commissur dringen und dann nach rechts oder nach links abbiegen um — meist alternirend — in dem rechten oder in dem linken Vorderhorn zu enden. Eine jede solche rechte oder linke Centralarterie, sobald sie seitlich von der vorderen Commissur in das Vorderhorn eingetreten ist, sendet nach oben und nach unten je einen longitudinalen Zweig ab. Von diesen beiden Zweigen gehen kleinere Aeste in querer Richtung zum lateralen Rande des Vorderhorns ab, welche auf diesem Wege das Vorderhorn mit Gefässen versorgen.

Es kann, nach Kadyi, die Anordnung der Centralarterien beim Erwachsenen keine absolut regelmässige genannt werden, da sie nicht immer im regelmässigen Wechsel nach rechts und links abgehen. Manchmal versorgt eine Reihe von aufeinander folgenden Centralarterien das Vorderhorn der einen, dann 2—3 der nachfolgenden Centralarterien das Vorderhorn der anderen Seite. Auch gehen die Centralarterien von der Arteria spinalis anterior durchaus nicht in genau gleichen Abständen, nicht einmal innerhalb eines und desselben Segmentes, ab. Aber trotz alledem gelang es Kadyi eine sehr bemerkenswerthe Gesetzmässigkeit in der Anordnung der Centralarterien nachzuweisen.

Er hat nämlich gefunden, dass beim Erwachsenen die durchschnittliche Entfernung zwischen den einzelnen Centralarterien, von denen immer mehrere auf je ein Segment kommen, in den verschiedenen Rückenmarkabschnitten von der Höhenausdehnung der betreffenden Rückenmarksegmente abhängt. Im Dorsalmark sind diese Entfernungen die grössten, in der Cervicalanschwellung sind dieselben etwas geringer und im Lendenmark, wo die Rückenmarksegmente die geringste Höhe haben, sind auch die Entfernungen zwischen den Centralarterien am geringsten. Somit kommt, nach Kadyi, wenn man vom oberen Cervicalmark absieht, in der ganzen Ausdehnung des Rückenmarks des

Erwachsenen auf jedes Rückenmarksegment eine ungefähr gleiche Anzahl von Centralarterien, im Durchschnitt 6—8 Centralarterien (jederseits 3—4) auf jedes Segment, gleichviel ob das Segment hoch oder niedrig ist.

Ob zwischen dieser Anordnung der Centralarterien und der oben beschriebenen Gliederung der Mittelzellensäulen ein Zusammenhang besteht, ist eine Frage, welche sich uns darbietet, aber einer Beantwortung noch harrt. In Bezug hierauf finde ich nach einer genauen Durchsicht meiner frontalen Längsschnittpräparate des Dorsalmarks des Neugeborenen, dass auf jeder Seite des Rückenmarks — rechts, wie links von der Mittellinie — zwischen je zwei Centralarterien, wenn dieselben in regelmässigen Abständen von einander auftreten, sich je 4 bis 6 (im Mittel 5) Mittelzellgruppen finden (Taf. XXII Fig. 1 u. 3). Sollte die Zahl der Centralarterien beim Neugeborenen und beim Erwachsenen eine gleiche sein (was erst zu beweisen ist), so hätten wir im Dorsalmark des Neugeborenen jederseits — rechts, wie links — durchschnittlich etwa 20 Mittelzellgruppen in jedem Segment.

Nachdem wir an den Mittelzellen eine scharf ausgesprochene Gliederung nachgewiesen und eine Gliederung auch an Seitenhornzellen unserer Objekte gefunden haben, liegt es nahe zu fragen, wie sich in dieser Hinsicht die motorischen Zellsäulen der Vorderhörner und die Clarke'schen Säulen beim Neugeborenen verhalten. Auf diese Frage gehe ich hier jedoch nicht näher ein. Ganz kurz will ich nur erwähnen, dass ich im Dorsalmark an meinen Objekten an den motorischen Zellsäulen der Vorderhörner nichts irgend bemerkenswerthes habe wahrnehmen können, was als eine Gliederung (resp. Segmentation) aufgefasst werden könnte. Und ebenso auch an den Clarke'schen Säulen. Was endlich die motorischen Vorderhornsäulen in der Lenden- und Cervicalanschwellung, resp. im oberen Cervicalmark betrifft, so werde ich die unsere Frage betreffenden Befunde in diesen Gebieten in einer späteren Mittheilung genauer besprechen.

Von einer Segmentation, also von einer segmentalen Abgrenzung der grauen Substanz des Rückenmarks habe ich weder an den Mittelzellen oder den Seitenhornzellen, noch an den Clarke'schen Säulen oder den motorischen Zell-

säulen im ganzen Bereiche des Rückenmarks etwas sehen können[1]). Wenn auch somit die Segmentgrenzen anscheinend unsichtbar bleiben, so wäre doch nach dem, was wir an der oberen Grenze des Dorsalmarks beobachtet haben, die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass möglicherweise die Segmentgrenzen nicht in einer Querebene liegen.

Nach den vorhergehenden mehr anatomischen Betrachtungen wollen wir uns noch kurz fragen: Was sind die Mittelzellen und die Seitenhornzellen ihrer physiologischen Bedeutung, ihrer Verbindungsweise mit anderen Elementen des Centralnervensystems nach, und wann, in welcher Wirbelthierklasse treten dieselben auf? Erscheinen sie gleichzeitig mit anderen Zellsäulen des Rückenmarks in der Wirbelthierreihe, oder kommen sie phylogenetisch vielleicht erst viel später zur Ausbildung?

So viel die Resultate der Forschungen der letzten Jahre ergeben haben, die hauptsächlich an der Hand der Chromsilbermethode von Golgi gewonnen sind, gehören sowohl die Mittelzellen, als die Seitenhornzellen — beide wenigstens ihrer überwiegenden Mehrzahl nach — ebenso auch wie die Zellen der Clarke'schen Säulen zu den Strangzellen, und zwar zu den Zellen, die ihren Axencylinderfortsatz in den Seitenstrang senden.

Die Zellen im seitlichen Theile des mittleren Gebiets der grauen Substanz — also die Seitenhornzellen und auch die Mittelzellen — sind erst von Lockhart Clarke (20), und zwar im Jahre 1859 unter dem sehr bezeichnenden Namen

1) His (18, Morph. Betr. d. Kopfnerven) sagt: „die Ordnung der motorischen Kerne im Rückenmark“ besprechend: „Von einer wirklich segmentalen, den Urwirbeln entsprechenden Gliederung habe ich mich an frontalen und sagittalen Schnitten embryonaler Rückenmarke niemals überzeugen können.“ Etwas weiter setzt er hinzu: „Ich vertrete meinerseite die Ansicht, dass eine segmentale Gliederung des Rückenmarks primär*) angedeutet war und sich späterhin mit Hinterlassung keiner oder doch geringer Spuren verloren hat.“ In dem Lehrbuche von Kölliker (19) finde ich nur folgende hierbezügliche Angabe: Von Werth sind auch die Untersuchungen von Lüderitz über das Mark des Kaninchens und die segmentale Anordnung seiner Theile.“

*) Das heisst „zur Zeit seines Schlusses und unmittelbar nachher in Form von mit den Urwirbeln alternirenden Faltungen“, wie His im Vorhergehenden ausführt.

Tractus intermedio-lateralis ausführlich beschrieben worden, sowohl beim Ochsen, als auch beim Menschen. Nachher war es, wie wir oben erwähnt haben, Waldeyer, der in dem mittleren zwischen Vorderhorn und Hinterhorn gelegenen Gebiet der grauen Substanz die Mittelzellen von den Seitenhornzellen absonderte und dieselben genauer beschrieb (9).

So weit mir bekannt, fehlt der Tractus intermedio-lateralis sowohl bei Fischen und Amphibien, als bei Sauropsiden, so dass derselbe als eine phylogenetisch in der Wirbelthierreihe spät entstandene Bildung aufgefasst werden muss.

Es wäre interessant nachzuweisen, ob die oben beschriebene Gliederung der Mittelzellsäulen, ausser beim neugeborenen Menschen, auch, wie zu erwarten, bei denjenigen Säugethieren vorhanden ist, bei welchen der Tractus intermedio-lateralis wohl ausgebildet sich vorfindet. Beim erwachsenen Menschen sind die Mittelzellen noch nicht eingehend studirt worden. Nach dem wenigen, was ich beobachtet habe, glaube ich, dass auch beim erwachsenen Menschen im lateralen Theile des mittleren Gebiets der grauen Substanz des Rückenmarks an frontalen Längsschnitten ebenfalls eine Gliederung nachzuweisen ist, wenn auch sowohl in dieser, als auch in manch anderer Hinsicht das Rückenmark des Erwachsenen von dem des Neugeborenen abweicht [1]).

---

1) Bei der Durchsicht der Literatur über das Rückenmark finde ich bei Hollis (21) in Bezug auf den erwachsenen Menschen folgende Angaben: In seiner ersten Mittheilung (J. of An. & Ph., Vol. XVII) heisst es von den „pyriform cells", den birnförmigen spindelförmigen Ganglienzellen: „In certain parts of the cord they are found closely congregated in cell nests. Especially is this the case in the filum." Dagegen in der zweiten Mittheilung (id. Vol. XVIII), sagt er ausdrücklich, dass der Tractus intermedio-lateralis in der Cervicalregion „consists of clusters of small (mostly pyriform) cells"; und weiter unten sagt er: „In the mid-dorsal region of the cord I have observed two adjacent columns of these cell-clusters." Also hat Hollis die Seitenhornzellgruppen im Cervicalmark und die Mittelzell- und Seitenhornzellgruppen im mittleren Dorsalmark anscheinend und zwar beim Erwachsenen gesehen; aber abgesehen von dieser kurzen beiläufigen Angabe macht Hollis weder in dieser noch in den folgenden Mittheilungen irgend welche weitere Erwähnung davon.

Somit haben wir gesehen, dass im ganzen Bereiche des Dorsalmarks des Neugeborenen die Mittelzellsäulen und die Seitenhornzellsäulen als lange Ketten von zahlreichen und regelmässig angeordneten Gliedern sich darstellen, dagegen an den Clarkeschen Säulen und den motorischen Zellsäulen haben wir keine Gliederung beobachten können. Ob eine Gliederung in den letztgenannten Säulen in der That fehlt und nicht einmal als eine vorübergehende Erscheinung beim Auftreten dieser Säulen zur Beobachtung kommt, wird man erst durch eine genaue Untersuchung der vorhergehenden Stadien der Entwicklung entscheiden können. Jedenfalls scheint aber die Anordnung der Centralarterien in den Vorderhörnern für eine Gliederung auch der motorischen Zellsäulen zu sprechen.

Es fragt sich nun: Wie ist die innerhalb des Rückenmarksegments zu beobachtende regelmässige Gliederung der Mittelzell- und Seitenhornzellsäulen zu verstehen? Wodurch ist sie bedingt? Was ist ihre morphologische Bedeutung?

Da diese zahlreiche Gliederung in allen von uns untersuchten Objekten im ganzen Bereiche des Dorsalmarks in unveränderlicher Gleichmässigkeit beobachtet wurde, da sie weder in dem Verlaufe der Nervenfasern, noch in der Anordnung der Blutgefässe ihre Erklärung findet, so ist dieselbe kaum anders, als eine selbständige Gliederung zu deuten. Ist aber diese Gliederung eine selbständige, so kann sie nur als eine sekundär erworbene Gliederung aufgefasst werden. Denn wir kennen am Medullarrohr resp. Rückenmark nur eine primäre Gliederungseinheit und zwar diejenige, die dem Ursegment, dem Wirbelsegment entspricht, und es hiesse allen grundlegenden Thatsachen der Entwicklungsgeschichte direkt widersprechen, wenn wir unsere Gliederung der Zellsäulen der grauen Substanz als eine primäre betrachteten und damit annehmen würden, dass die Rückenmarksegmente, resp. Wirbel- oder Körpersegmente aus einer Verschmelzung von mehreren Urgliedern entstanden seien. Zu einer solchen Annahme fehlen selbstverständlich jegliche Anhaltspunkte. Aber sobald wir nur gezwungen sind unsere Gliederung der Zellsäulen der grauen Substanz des Rückenmarks als eine selbständige aufzufassen, so bleibt sie auch als eine sekundär erworbene Gliederung räthselhaft genug, und nur Untersuchungen über die phylogenetische und ontogenetische Entstehung der

Mittelzell- resp. Seitenhornzellsäulen können uns Aufschlüsse über die merkwürdige Thatsache verschaffen.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung am Dorsalmark des Neugeborenen will ich am Schlusse noch einmal kurz zusammenfassen:

1. An den Mittelzellensäulen zeigt sich ausnahmslos eine ausserordentlich scharf ausgesprochene regelmässige Gliederung.

2. An den Seitenhornzellsäulen des Dorsalmarks ist eine gleiche, aber nicht so scharf ausgesprochene Gliederung nachzuweisen.

3. Weder an den motorischen Zellsäulen des Dorsalmarks, noch an den Clarke'schen Säulen konnte eine solche Gliederung gefunden werden.

4. Ein segmentaler Bau ist an keiner Zellsäule der grauen Substanz im Rückenmark nachzuweisen.

5. Die Mittelzellgruppen nehmen ihre definitive Anordnung und Lage erst in später Zeit des Embryonallebens ein.

Literatur.

1. Schwalbe, G., Lehrbuch der Neurologie, in Hoffmann, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 2, Abth. 2, Erlangen 1881.
2. Lüderitz, C., Ueber das Rückenmarksegment. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1881.
3. Schiefferdecker, P., Beiträge zur Kenntniss des Faserverlaufs im Rückenmark. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874.
4. Freud, S., Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 75, Abth. 3. 1877.
5. Stieda, L., Ueber das Rückenmark und einzelne Theile des Gehirns von Esox lucius. Dorpat, 1860, Dissert.
   — Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 18, 1868.
   — Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 19, 1869.

— Studien über das centrale Nervensystem der Wirbelthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 20, 1870.

— Ueber das centrale Nervensystem der Schildkröte. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 25, 1875.

6. Quatrefages, citirt nach Stannius, H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 2. Auflage, Berlin, 1854. Auf pag. 126, Anm. 1 heisst es: „Bei Branchiostoma soll das Rückenmark nach Quatrefages (keine Quellenangabe!) aus hintereinanderliegenden Anschwellungen bestehen."
7. Schröder van der Kolk, J. L. C., Bau und Funktionen der Medulla spinalis et oblongata. Uebersetzt von Theile, Braunschweig, 1859.
8. Bidder, F. und Kupffer, C., Untersuchungen über die Textur des Rückenmarks, Leipzig, 1857.
9. Waldeyer, W., Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. der Akad. d. Wissensch. Berlin 1889, Separatum.
10. Lenhossék, M., Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. 2. Auflage, Berlin 1895.
11. Virchow, H., Ueber die Einwirkung des Lichtes auf Gemische von chromsauren Salzen (resp. Chromsäure), Alkohol und extrahirten organischen Substanzen. Technische Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24, 1885.
12. Schmauss, H., Technische Notizen zur Färbung der Axencylinder im Rückenmark. Münchener medic. Wochenschr., Bd. 28, 1891.
13. Van Gieson, J., Laboratory notes of technical methods for the nervous system, New York medic. Journal, 1889, citirt nach Fr. Merkel und R. Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 3, 1893 (1. Theil. Anatomie, I. Technik von C. Weigert).
14. Nissl, Fr., Ueber eine neue Untersuchungsmethode des Centralorgans speziell zur Feststellung der Localisation der Nervenzellen, Neurol. Centralbl. Bd. 13, 1894.
15. Flechsig, P., Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, Leipzig 1876.
16. Gerota, D., Contribution à l'étude du formol dans la technique anatomique. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 13, 1896.
17. Kadyi, H., Ueber die Blutgefässe des menschlichen Rückenmarks, Lemberg, 1889.
18. His, W., Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Eine kritische Studie, Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abth. 1887.

— Die Neuroblasten und ihre Entstehung im embryonalen Mark, Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1889.

— Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abhandl. d. mathem.-phys. Klasse d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. 13, 1886.

19. Kölliker, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Bd. 2, 1. Hälfte, Leipzig 1893.

20. Clarke, Lockhart, Further researches of the grey substance of the spinal cord, Philosophic. Transact. of the Royal Society of London, Bd. 149, 1859. (In seiner Abhandlung vom Jahre 1851 (Researches into the Structur of the spinal cord, ibid, Bd. 141) findet sich nur eine ganz kurze Notiz über das betreffende Zellengebiet. Der Name „Tractus intermedio-lateralis“ kommt erst in der ausführlichen Arbeit vom Jahre 1859 vor.)
21. Hollis, W. Ainslie, Researches into the histology of the central grey substance of the spinal cord and medulla oblongata (Part I), Journal of anatomy a. physiology, normal a. patholog. by Humphry, Turner a. M'Kendrik, Bd. 17, 1883.
— idem, Part II, ibid. Bd. 18, 1884.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Sämmtliche Figuren stellen frontale Längsschnitte durch das Dorsalmark des Neugeborenen dar und sind möglichst naturtreu mit dem Abbe'schen Zeichenapparat (Zeiss, Nr. 44 a) unter Benutzung vom Bernhard'schem Zeichentisch ausgeführt. Die Vergrösserungen sind nach direkten Mikrometermessungen angegeben.

Vorbehandlung der Präparate: Alkoholhärtung, Doppelfärbung mit dem Delafield'schem Hämatoxylin und dem Urancarmin von Schmauss.

Fig. 1. Uebersichtsbild. Auf der einen Seite der Zeichnung sieht man Mittelzellgruppen. In dem oberen Ende des Schnitts sind links vom Centralcanal einige wenige Zellen der Clarke'schen Säule mit getroffen. Zu beiden Seiten des Centralcanals sieht man sowohl Centralarterien (auf der rechten Seite sind deren 3), als auch die medialen Abschnitte der horizontalen Kleinhirnbündel Flechsig's; nur einige dieser Bündel sind mehr oder weniger der Länge nach getroffen. Zeiss Obj. AA., Ocul. 2, Vergr. 41:1[1]).

Fig. 2. Mittelzellgruppen unter einer mittleren Vergrösserung. Es ist nur der mediale Abschnitt des Seitenstrangs und das laterale Gebiet der grauen Substanz dargestellt. Die horizontalen Kleinhirnbündel sieht man sowohl zwischen, als durch die Zellgruppen hindurchziehen. An einigen Stellen sieht man die einzelnen Faserzüge dieser Bündel in dem Seitenstrange

1) Im Schnittpräparat, dem diese Zeichnung entnommen, sind die Mittelzellen selbstverständlich auf beiden Seiten der grauen Substanz und zwar in gleicher Anzahl zu sehen.

in die Längsrichtung übergehen. Zeiss, Apochr. 16, Ocul. 3. Tubus ausgezogen, Vergr. 96:1.

Fig. 3. Links vom Centralcanal sind 2 Centralarterien zu sehen, davon eine nahe dem unteren Rande der Zeichnung. Von den horizontalen Kleinhirnbündeln sieht man meist nur die medialen Abschnitte. Zeiss Obj. AA., Ocul. 2, Vergr. 41:1.

C. C. = Centralcanal.
Ep. = Ependym des Centralcanals.
C. A. = Centralarterie.
L. a. = Longitudinalast der Centralarterie.
Cl. Z. = Zellen der Clarke'schen Säule.
M. Z. G. = Mittelzellgruppe.
H. K. B. = das horizontale Kleinhirnbündel Flechsig's.
S. S. = Seitenstrang.

(Aus dem II. anatomischen Institute zu Berlin.)

Die Befruchtung des Tritoneneies.

Von

L. Michaelis, cand. med.

Mit 22 Figuren im Text.

Die Figuren sind mit Hülfe des Zeichenapparates entworfen, ein wenig unterhalb des Objekttisches projicirt. Vergrösserung Leitz, Obj. 6, Oc. 1 bei Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 15. Leitz, Imm. $^1/_{12}$, Oc. 1 bei Fig. 7—14, 16—18. Die Figuren sind um die Hälfte verkleinert wiedergegeben.

Schon bevor man durch das Studium durchsichtiger Eier von wirbellosen Thieren in das Wesen des Befruchtungsprocesses eingedrungen war, hatte man die Amphibieneier zu Befruchtungsversuchen benutzt, weil sie infolge ihrer Grösse und Widerstandsfähigkeit ein leicht zu handhabendes Material darbieten. Schon Spallanzani), und fast gleichzeitig Prévost und Dumas[1]) führten die künstliche Befruchtung am Froschei aus. Sie er-

1) Deuxième Mémoire sur la fécondation. Annales des sciences 1824.

kannten die Bedeutung der Samenfäden, die K. E. v. Baer für Parasiten hielt. Newport[1]) beobachtete direkt das Eindringen von Spermatozoën in das Amphibienei.

Max Schultze[2]) machte 1863 eine weitere Beobachtung in Betreff der Befruchtung des Froscheies, welche er mit den Worten wiedergiebt: „quae foveae (sc. germinativae) commutatio primum indicium est foecundationis“. Es macht also den Eindruck, als habe er schon die Entstehung des zweiten Richtungskörperchens gesehen.

Einen wichtigen Fortschritt führte van Bambeke[3]) herbei, der an den pigmentirten Eiern von Urodelen (Triton alpestris, helveticus, Siredon) die von ihm als „trous vitellins“ bezeichneten Gebilde entdeckte und in ihnen richtig die Eintrittspforten der Spermatozoën vermuthete. Auf Schnitten durch befruchtete Eier bemerkte er ferner, dass der Samenfaden auf seinem Wege im Dotter eine Pigmentstrasse hinter sich herziehe.

Die Beobachtungen von Götte[4]) über die Bildung des „Dotterkernes“ und „Lebenskeimes“ im Ei der Unke widersprechen unseren heutigen Anschauungen so sehr, dass sie nur noch historischen Werth haben.

Weitere Beobachtungen stammen von O. Hertwig[5]) aus dem Jahre 1877. Er fand im Inneren des Froscheies den Ei- und Samenkern, die Entstehung der „Hantelfigur“, analog den Verhältnissen, die er schon vorher am Seeigelei aufgedeckt hatte.

Van Bambeke[6]) hat ausser der oben citirten Schrift noch mehrere Arbeiten über Amphibieneier veröffentlicht, in denen er aber, da er zum Studium besonders die stark pigmentirten

1) On the impregnation of the ovum in the Amphibia. Philos. Transactions 1853 T. II.

2) Nonnullae observationes de ovorum ranarum segmentatione. 1863.

3) Sur les trous vitellius que présentent les oeufs fécondés des Amphibiens. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 1870.

4) Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

5) Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung u. Theilung des thierischen Eies. I. II. Morphol. Jahrb. I, III.

6) Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Bull. de l'Acad. roy. de Belg. 1876. — Nouvelles Recherches sur l'embr. des Batr. Archives de Biol. 1880. I. — Sur un groupement de granules pigmentaires dans l'oeuf en ségmentations d'Amphibes Anoures et du crapaud commun en particulier. Bull. de l'Ac. roy. de Belg. 1896.

Kröteneier benutzte, mehr die Pigmentverlagerungen (die Pigmentstrasse des Samenfadens, die „figure claviforme" u. s. w.), als die wesentlichen Befruchtungserscheinungen beobachtete. Das Gleiche lässt sich von den Angaben Roux's[1]) sagen, der als Material die stark pigmentirten Eier von Rana fusca benutzte. Genaue Beobachtungen über das Eindringen der Spermatozoën in den Dotter bei der Kröte stammen von Kupffer[2]).

Einen weiteren, wichtigen Beitrag zu diesem Kapitel der Embryologie lieferte O. Schulze[3]), besonders was die Reifung des Eies anbetrifft. Er wies nach, dass an abgelegten Amphibieneiern die Stelle der zweiten Richtungsspindel mit blossem Auge sichtbar sei in Form jenes hellen Fleckes mitten in der Fovea germinativa, und dass man die Entstehung des zweiten Richtungskörperchens unter der Lupe direkt beobachten kann. Weniger vollständig sind seine Angaben über die eigentlichen Befruchtungserscheinungen.

Als eine Ergänzung zu dieser Arbeit kann man die Untersuchung von Born[4]) über die Structur des Ovarialeies von Triton taeniatus betrachten; er verfolgte die Veränderungen, die das Ei im Ovarium durchmacht, bis sich aus den Chromatinresten des Keimbläschens die erste Richtungsspindel bildet.

Die vollständigste Arbeit über die Befruchtung des Amphibieneies rührt von Rud. Fick[5]) her: „Die Reifung und Befruchtung des Eies des Axolotl." Eine Menge neuer Thatsachen theilt uns der Verfasser in dieser Arbeit mit. Zum ersten Mal hat er Präparate gewonnen, welche bei einem Amphibienei direkt das Eindringen von Spermatozoën in den Dotter zeigen. Er konnte nachweisen, dass die Attractionssphäre um das Mittel-

1) Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo: 4. Die Richtungsbestimmungen der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat. 29, 1887.

2) C. Kupffer, Ueber aktive Betheiligung des Dotters am Befruchtungsakte etc. Akad. der Wiss. zu München, math.-phys. Kl. 1882.

3) Ueber die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift f. wiss. Zool. 45.

4) Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. 43, 1894.

5) Die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 56, 1893.

stück des Samenfadens herum sich entwickelt, er verfolgte die Bildung der beiden Vorkerne, wie sie wachsen und einander näher rücken, wie sich dabei die Attractionssphären theilen. Eine eigentliche Copulation konnte er jedoch nicht beobachten.

Diese Arbeit von Fick ist so vollständig und ausführlich, dass im Grossen und Ganzen mit der von ihm angewendeten Methode wohl nichts Neues mehr gefunden werden kann. Was aber an seiner Untersuchungsmethode noch mangelhaft war, das ist, wie er selber zugesteht, dass er seine Präparate nur mit Boraxcarmin gefärbt hat. Es werden dadurch die Chromatinsubstanzen sehr schön sichtbar, die protoplasmatischen Gebilde dagegen färben sich in dieser Farbe sehr unvollkommen, und so ist es auch gekommen, dass Fick nichts Sicheres aussagen konnte über das Vorhandensein eines Centrosoma im Centrum der Attractionssphären. Er setzte seine Erwartungen auf die Metallsalz-Hämatoxylinfärbung und glaubte, dass man mit diesem Farbstoff das fragliche Gebilde auffinden würde.

Ich habe nun den Versuch gemacht, die Untersuchungen von Fick nach dieser Richtung hin zu ergänzen. Als Material benutzte ich ebenfals Urodelen-Eier, und zwar die von Triton taeniatus, zum Theil auch cristatus.

Merkwürdiger Weise ist der gemeine Wassersalamander bisher nie zu eingehenderen Arbeiten über Befruchtung benutzt worden. Born hat am Ei des Triton nur die Veränderungen während seines Verweilens im Ovarium studirt. O. Schultze hat sich auf die Reifeerscheinungen beschränkt. Ich hoffe aber im Folgenden zeigen zu können, dass der Triton für das Studium der Befruchtung durchaus kein ungeeignetes Objekt ist; denn es giebt kaum ein anderes Wirbelthier, das in grösseren Mengen zur Verfügung steht, welches so grosse Kerne, so grosse Spermatozoën, so schön entwickelte Attractionssphären hätte wie Triton taeniatus.

Was die zuletzt genannten Attractionssphären von Triton anlangt, so muss ich noch zwei Arbeiten über dieselben erwähnen, welche diese Gebilde nicht während der Befruchtung, sondern in späteren Embryonalstadien zum Gegenstand der Untersuchung haben, nämlich erstens die von Eismond[1]). Dieser

1) Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionssphären und der Centrosomen. Anat. Anz. X, 1895.

stellt die Attractionssphären von Triton nicht als ein einfaches System von Radien dar, sondern als ein Netzwerk, dessen Maschen nach einem Centrum zu so in die Länge gezogen seien, dass sie bei oberflächlicher Betrachtung ein System von Radien hervortäuschten. Ein eigentliches Centrosoma hat Eismond in den Embryonalzellen von Triton selbst während der Mitose niemals auffinden können. In der anderen Arbeit, von Braus[1]), werden diese Ergebnisse nicht bestätigt, sondern die Attractionssphären werden mit deutlich ausgebildetem Centrosoma dargestellt.

Gewinnung und Verarbeitung des Materials.

Die Tritonen laichen das ganze Frühjahr hindurch bis gegen den Juli hin. Die frisch eingefangenen Weibchen legen in der Gefangenschaft 3—5 befruchtete Eier, bisweilen aber noch mehr. Mitunter lassen die Thiere im Anfange der Gefangenschaft kurze Schnüre von Eiern (ähnlich denen der Kröten) auf den Boden des Aquariums fallen; diese sind niemals befruchtet. Befruchtete Eier werden stets einzeln, und zwar auf Wasserpflanzen abgelegt. Setzt man Elodea ins Aquarium, so legen die Thiere sie in die Blattwinkel; bei Grashalmen knicken sie mit den Hinterfüssen ein Ende um und legen das Ei in den so gebildeten Winkel. Die Eier werden dadurch meist etwas platt gedrückt. Triton cristatus klebt bei Mangel an Wasserpflanzen die Eier auf seine eigenen Hinterfüsse. Am empfehlenswerthesten ist es, Gras ins Aquarium zu setzen, weil dann jedes abgelegte Ei seine Anwesenheit durch einen Knick im Grashalm verräth, während man die Blattwinkel von Elodea mühsam absuchen muss.

Auf die künstliche Befruchtung habe ich ganz verzichtet, weil sie bekanntlich bei den Urodelen weniger sicher gelingt als bei den Batrachiern und sicherlich pathologische Bildungen durch sie begünstigt worden wären, welche ja beim Studium der Befruchtung schon manchmal irre geführt haben.

Die Eier wurden mitsammt der Gallerthülle in die Fixirungsflüssigkeit gebracht, denn das vorherige Abpräpariren der Hülle ist nicht nur schwieriger, sondern hat auch den Nachtheil, dass

---

1) Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies nebst einem Anhange etc. Jen. Zeitschr. Bd. 29.

die noch ungehärteten Eier sich auf der Seite, auf der sie dem Glase anliegen, stark abplatten und verzerrt werden.

Als Fixirungsmittel wandte ich an: Chromsäure ($^1/_2$%), Chromessigsäure ($^1/_4$% Chromsäure + 1% Eisessig), Sublimat-Eisessig (Subl. conc. + 5% Eisessig), das Flemming'sche Chrom-Osmiumgemisch; vorzüglich hat sich bewährt eine Mischung von

Sublimatlösung, conc.	1000,
Picrinsäure, conc.	1000,
Eisessig,	50,
Wasser,	2000.

Nach dem Fixiren wurden die Gallerthüllen mit Scheere und Pincette abpräparirt (muss vor dem Einlegen in Alkohol geschehen!), dann (wenn die Eier in Chromsäuregemischen fixirt waren, erst gewässert, sonst sofort) in allmählich gesteigerten Alkohol gebracht und vermittelst Chloroform in Paraffin eingebettet. Sie wurden so orientirt, dass die Schnittrichtung parallel der Eiachse verlief.

Von Färbungen hat sich entschieden am besten diejenige mit Eisenhämatoxylin bewährt. Den Grad der Differenzirung modificirte ich je nach der Art des Präparates. Waren Strahlungen in demselben vorhanden, so differenzirte ich mit der Eisenammonalaunlösung nur wenig, so dass die protoplasmatischen Gebilde noch intensiv gefärbt blieben. Zur Darstellung von Richtungsspindeln dagegen empfiehlt es sich, bedeutend stärker zu differenzieren, womöglich mit einer stärkeren Eisenchloridlösung, da die Dotterelemente die Farbe sehr schwer abgeben. Zum Zweck des Differenzirens wurden die Objektträger in eine mit der Eisensalzlösung reichlich gefüllte Schale gelegt und bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskop beobachtet. So geschieht die Entfärbung der ganzen Serie ganz gleichmässig.

Auch benutzte ich Bordeaux R. als Vorfärbung, doch bringt das für dieses Material keinen grossen Nutzen, weil sich die protoplasmatischen Gebilde bedeutend schärfer bei einfacher Eisenhämatoxylinfärbung herausheben. Die Richtungsspindeln werden am klarsten, wenn man das Ei in toto mit Boraxcarmin vorfärbt.

Befund am lebenden Ei.

Die Eier von Triton cristatus sind gar nicht pigmentirt, die von Triton taeniatus haben eine durchaus nicht constante

Färbung; manche sind ganz dunkelbraun, andere nur hell gelbbraun, wie ja auch die Hautfarbe der erwachsenen Tritonen variirt. Am geeignetsten für die äussere Untersuchung sind die dunkelpigmentirten Eier. An diesen erkennt man am animalen Pole den Richtungsfleck (R. Fick = Fovea germinativa M. Schultze = Keimfleck K. E. v. Baer), die Stelle, an der sich die Richtungskörper bilden und in deren Mitte man bisweilen den ersten Richtungskörper, und die Stelle der zweiten Richtungsspindel in Form eines hellen Punktes sieht.

Die Grenzlinie zwischen dem pigmentirten und dem pigmentlosen Theil des Eies ist viel unregelmässiger als beim Froschei; mitunter liegt der Richtungsfleck nicht im Mittelpunkt der pigmentirten Eihälfte, kurz, das Pigment schwankt ebenso wie in seiner Intensität auch in seiner Vertheilung an der Eioberfläche.

Am befruchteten Ei sind ferner die „Dotterlöcher“ van Bambeke's, die Eintrittsstellen der Samenfäden, zu sehen. Sie erscheinen (Fig. 1 a, b) in Form von stark pigmentirten Flecken, welche umgeben sind von einem weniger dunklen Ring, aber immer noch dunkler als die übrige Eirinde. In Fig. 1 a sind 5, in Fig. 1 b 4 solcher Dotterlöcher zu sehen, von letzteren zwei benachbarte mit einander fast verschmolzen.



Fig. 1 a, b.
2 Eier von Triton taeniatus, ohne Gallerthüllen, die Dotterlöcher zeigend. Vergr. etwa 20:1.

Es ist durchaus nicht immer nur ein Dotterloch vorhanden, sondern sehr häufig 2, 3, ja noch viel mehr (Fig. 1 a, b). Am häufigsten liegen sie um den Aequator des Eies herum gruppirt, bisweilen mehr dem oberen, selten mehr dem unteren Pol genähert.

Die Polyspermie ist bei Triton so häufig, dass sie nicht für pathologisch gehalten werden kann[1]).

Die Dotterlöcher verschwinden stets vor der Furchung. Sie sind überhaupt nicht sichtbar bei den schwächer pig-

1) Ganz anders verhält sich der Frosch. Bei diesem ist Monospermie die Regel (Polyspermie wohl stets pathologisch), und es dringt der Samenfaden fast stets dicht am oberen Pol ein.

mentirten Eiern von Triton taeniatus und niemals bei Triton cristatus.

Befund an Schnittserien.

In das soeben abgelegte Ei ist noch kein Spermatozoon eingedrungen; das geschieht erst kurze Zeit darauf. Man sieht vielmehr nur den ersten Richtungskörper und die zweite Richtungsspindel (Fig. 2 u. 3)[1]).

Das erste Richtungskörperchen, welches beim Triton nach Born im unteren Abschnitt der Tube (beim Axolotl nach Fick beim Eintritt in die Tube) gebildet wird, ist von oben



Fig. 2 a.
Zweite Richtungsspindel.

Fig. 2 b.
Das 1. Richtungskörperchen.

Fig. 3.
Zweite Richtungsspindel und 1. Richtungskörper auf einem Schnitt.

nach unten abgeplattet und liegt dem Ei in einer kleinen Delle auf (Fig. 2 b, 3). Es besteht aus einem protoplasmatischen Leibe und einem gewöhnlich aus 2—3 Chromatinstücken bestehenden Kern. Ausserdem sind im Protoplasma einige Pigmentkörnchen, dagegen keine Dotterelemente. Das ganze Richtungskörperchen misst im längsten Durchmesser 17 μ.

Dicht neben demselben, in der Peripherie des Eies, liegt die (in Fig. 2 a 17 μ in die Länge messende) zweite Richtungsspindel. Ich habe sie nur radiär oder nahezu radiär

1) Fig. 2—18 Schnitte durch befruchtete Eier von Triton taeniatus

stehend gefunden. Die Chromosomen haben die Form von mehr oder weniger stark gekrümmten Haken (Fig. 2a). Nach ihrer Theilung haben sie die Form von Diplococcen (Fig. 3). Von Centrosomen und Attractionssphären ist keine Spur zu bemerken, wohl aber sind um die Enden der Spindel einige Pigmentkörnchen angehäuft[1].

Das Eindringen des Spermatozoon hat die von Fick für den Axolotl schon beschriebene Bildung des „Empfängnisskegels" zur Folge. Es bildet sich, indem die Dotterkörner aus einander weichen, eine plasmatische Ansammlung, welche die Form eines Trichters annimmt, die Basis nach der Peripherie zugekehrt. Sie ist sehr deutlich radiär gestreift, indem viele, sich dunkler färbende, in der Richtung des Eiradius verlaufende Striche sie durchziehen. Um gleich das weitere Schicksal dieser Bildung zu besprechen, so flacht sich der Empfängnisskegel bald nach dem Durchtritt des Samenfadens ab, indem er die nach dem Centrum des Eies gerichtete Spitze verliert; schliesslich liegt er noch als eine ganz flache Scheibe protoplasmatischer Substanz an der Peripherie des Eies, welche sich noch vor dem Einschneiden der Furche verliert.

Bald nachdem der Samenfaden eingedrungen ist, wenn er etwa $^1/_4$ des Eiradius durchlaufen hat, macht er seine eigenthümliche Drehung. Diese lässt sich in ihrem Verlauf nicht so deutlich verfolgen wie beim Axolotl (und auch beim Frosch!), weil keine Pigmentstrasse uns über den ganzen Verlauf des Samenfadens Auskunft giebt und wir immer nur die augenblickliche Lage desselben beobachten können.

Der Samenfaden ist auf diesem Stadium noch in allen seinen Theilen wiederzuerkennen. In Fig. 4 u. 5 sieht man den Kopf fast der ganzen Länge nach, das ganz unveränderte Mittelstück und den unveränderten Schwanz (in Fig. 4 nur ein kleines Stück desselben), an dem nur die undulirende Membran fehlt. Der helle, dotterfreie Hof umgiebt nicht den ganzen Samenfaden, sondern nur den Schwanz und das Mittelstück (Fig. 5); der Kopf liegt zum grössten Theil zwischen den Dotterkörnern versteckt und ist daher meist ungemein schwer zu

1) Vergleiche mit Beobachtungen bei anderen Thieren zu ziehen habe ich unterlassen, da solche erst kürzlich u. a. von Sobotta gegeben sind. (Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45.)

finden. Sein hinteres Ende hat sich (Fig. 4) etwas verdickt, die erste Andeutung der später zu besprechenden Verdickung des ganzen Kopfes mit gleichzeitiger Verkürzung. Also auch bei Triton beginnt, wie bei den Insekten Pyrrhocoris und Pieris (Henking) die Verdickung des Samenfadenkopfes an seinem hinteren Ende. Der Kopf hat sich zum Schwanz so gedreht, dass er mit ihm einen stark gekrümmten, nach der Eioberfläche zu concaven Bogen bildet. Das Mittelstück hat die Drehung kaum mitgemacht. Der Schwanz ist fast gerade gestreckt.

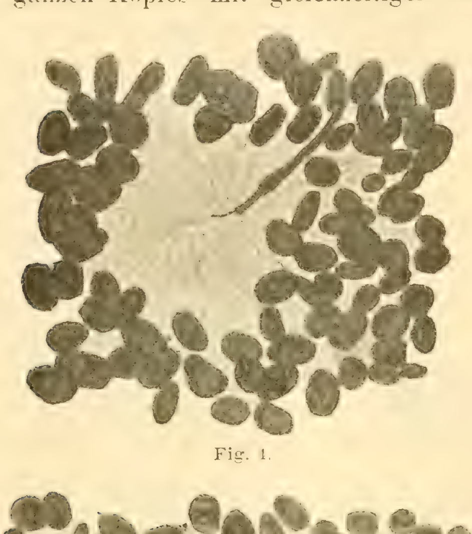


Fig. 1.



Fig. 5.
Oberer Rand der Abbildungen parallel dem nächstgelegenen Stück der Eiperipherie, um die Wendung des Samenfadens zu zeigen.

In anderen Fällen findet man schon Veränderungen am Schwanz, bestehend in Knickungen; bald stellt er nur eine leicht gebrochene Linie dar, bald aber knickt er sich auch mehrere Male spitzwinklig um (Fig. 6).

Das Protoplasma, welches den Schwanz umgiebt, lässt Spuren einer sehr feinmaschigen Structur erkennen (wohl Gerinnungsprodukt); wo aber ein Knick im

Schwanz ist (Fig. 6), und wo der Schwanz an das Mittelstück stösst (Fig. 4), ist es strahlenförmig angeordnet.

Ueber das weitere Schicksal des Schwanzes und dieser paradoxen Strahlungen kann ich nichts angeben; späterhin ist jedenfalls der Schwanz verschwunden; dass die genannten Strahlungen in irgend einem Zuzammenhang mit der späteren Attractionssphäre stünden, ist kaum anzunehmen.

Die nächste Veränderung in der Umgebung des Samenfadens ist das Auftreten der Attractionssphäre. Ich bedaure, gerade von diesem wichtigen Stadium keine recht überzeugenden Präparate zu haben. Aber die Untersuchungen von Fick weisen



Fig. 6.
Schwanz eines eingedrungenen Samenfadens, in Auflösung begriffen.

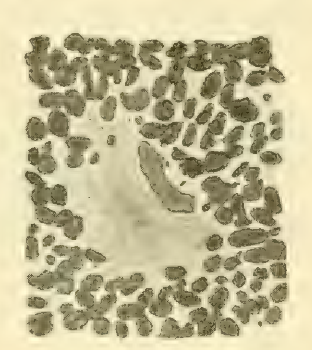


Fig 7.
Spermakern mit zugehöriger Sphäre.

so deutlich darauf hin, dass sich die Attractionssphäre beim Axolotl um das Mittelstück herum entwickelt, dass man für Triton wohl dasselbe annehmen muss, zumal Fick's Angabe nicht vereinzelt dasteht; dasselbe ist nachgewiesen worden von Henking[1]) für Insekten, von Vejdowsky[2]) für Rhynchelmis, von Boveri[3]) für Echinodermen, von Kostanecki und Wierzejski[4]) für Physa, von Wilson und Mathews[5]) für Echinodermen.

1) Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49, 51, 54.

2) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I. Reifung, Befruchtung und Furchung des Rhynchelmiseies. Prag 1888.

3) Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verh. der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg 1895.

4) Ueber das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. Arch. für mikr. Anatomie. 1896. 47.

5) Maturation, fertilization, and polarity in the Echinoderm Egg. Journal of Morphology, X. 1895.

Wir müssen also gleich da einsetzen, wo die Attractionssphäre schon ausgebildet ist (Fig. 7). Auf diesem Stadium hat der Samenfaden schon weitere Veränderungen durchgemacht. Der Kopf ist bedeutend kürzer, aber dicker geworden und zeigt im Inneren eine Structur, welche schon an die eines Kernes erinnert. Der Schwanzfaden ist ganz resorbirt. Vom Mittelstück ist nichts mehr zu sehen. Die völlig entwickelte Attractionssphäre liegt neben dem umgewandelten Kopf und hat einen eigenthümlichen Bau. Fick beschreibt und zeichnet sie als einen Complex von Radien, welche nach einem gemeinsamen Mittelpunkte zustreben; dass er kein Centrosoma im Mittelpunkt der Strahlung findet, schreibt er seiner mangelhaften Färbemethode zu.



Fig. 15.
Stück eines Schnittes, das protoplasmatische Netzwerk zwischen den Dotterkörnern zeigend.

Attractionssphären von Triton sind in Fig. 7, 9, 16 a, c wiedergegeben. Die Radien werden von protoplasmatischen Fäden gebildet, welche sich nach der beschriebenen Methode intensiv färben. Zwischen ihnen, auch ihnen unmittelbar anliegend, befinden sich mehr oder weniger sehr kleine Dotterkörnchen. Die Ausbreitung der Strahlen ist aber nicht auf den von den grossen Dotterkörnern freien Raum beschränkt, sondern man kann sie in den Dotter hinein verfolgen.

Die Dotterkörner sind dabei nicht radiär angeordnet, sondern liegen regellos durch einander. Weiterhin gehen die Strahlen allmählich in ein ganz unregelmässiges Netzwerk über (Fig. 15), und dieses selbe Netzwerk kann man in jedem beliebigen Ei, unabhängig davon, ob eine Attractionssphäre in ihm vorhanden ist oder nicht, ebenso zwischen den Dotterkörnern verbreitet sehen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass dieses Maschenwerk von protoplasmatischer Natur ist, und dass die Attractionssphäre nur hervorgerufen wird durch ein Zusammenströmen der Protoplasmastränge nach einem Punkte hin, und zwar offenbar nach dem Mittelstück des Samenfadens, oder besser nach der aus dem Mittelstück hervorgegangenen Substanz, welche dann untrennbar mit dem Eiprotoplasma verschmilzt.

Sie muss mit ihm verschmolzen sein, denn sie ist nicht mehr als solche vorhanden. Das ist aber nur möglich, wenn das Mittelstück selber aus einem dem Eiprotoplasma entsprechenden Stoffe besteht, ebenso wie der Kopf des Spermatozoon aus einem dem Eikern entsprechenden Stoffe besteht.

Was nun den Mittelpunkt der Attractionssphäre betrifft, so ist derselbe in den meisten Fällen ein sehr dichtes, protoplasmatisches Maschenwerk, das theilweise zu einer fast homogenen Masse verschmolzen ist. Diese Verschmelzung braucht sich aber nicht nur auf den innersten Mittelpunkt zu beschränken, sondern kann noch weitere Bezirke ergreifen, so dass man bisweilen den ganzen hellen, dotterfreien Hof, in welchem für gewöhnlich die Strahlung liegt, von einer homogenen Masse eingenommen sieht (Fig. 9), von welcher zwischen die Dotterkörner hinein Protoplasmafäden ausstrahlen. Sobald man die Differenzirung nach der Eisenhämatoxylin-Färbung so weit treibt, dass diese Fäden die Farbe abgeben, so sieht man (ohne Anwendung von Nach- oder Vorfärbung) überhaupt nichts von Strahlung (Fig. 8)[1].

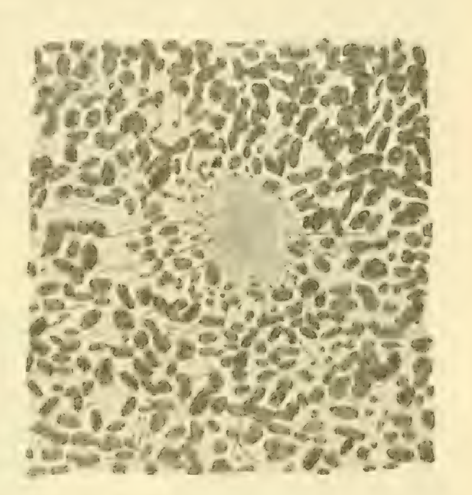


Fig. 9.
Eine Sphäre mit homogenem Centrum.

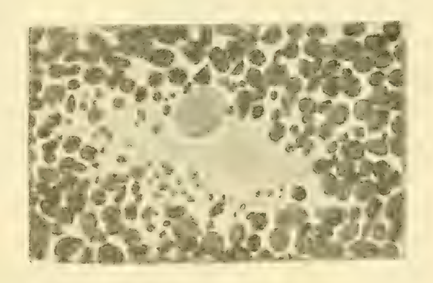


Fig. 8.
Spermakern ohne Chromatinnetzwerk.

1) In dieser Figur hat der Kern eine eigenthümliche Structur, er ist nämlich ganz homogen. Obgleich ich mehrere Präparate von solchen Kernen habe, glaube ich doch nicht, dass jeder Samenkern dieses Stadium durchläuft. Vielleicht ist eine derartige Structur aber auch nur durch mangelhafte Conservirung bedingt.

Solcher Art sind die Attractionssphären, welche Fick als verklumpte Häufchen darstellt, in denen eine strahlige Anordnung nicht zu erkennen sei.

Von einem Centrosoma habe ich niemals, auch bei Anwendung von Vorfärbung, etwas entdecken können. Es hat sich also die Erwartung von Fick, mit Hülfe der Eisenhämatoxylin-Färbung Centrosomen zu finden, nicht bestätigt. Auch die von Eismond beschriebenen unregelmässigen, oft in Mehrzahl vorhandenen, etwas stärker färbbaren Klümpchen in der Gegend des Centrums der Strahlungen habe ich kaum in Andeutungen gesehen.

Wenn der Ei- und Samenkern so nahe an einander gerückt sind, dass sie von einem gemeinsamen hellen Hof umgeben sind, dann lassen sie sich nicht mehr von einander unterscheiden. Beide sind grosse Kerne mit deutlicher Membran und einem Chromatinnetzwerk im Inneren (Fig. 10, 11, 12, 13, 14); beide sind gleich gross; sie messen bis 35 μ im Durchmesser; anfänglich sind sie, auch wenn sie schon dicht bei einander liegen, bedeutend kleiner; offenbar wachsen sie also noch unmittelbar vor ihrer Verschmelzung mächtig durch Imbibition von Kernsaft an. Beide Kerne sind aber immer ziemlich gleich gross. Das stimmt ganz mit der schon 1878 von O. Hertwig[1]) gemachten Beobachtung überein, dass die Vorkerne gleich gross sind, wenn der Samenkern sich vor der Beendigung der Richtungsmitosen bildet, dass der Samenkern aber kleiner bleibt, wenn er einen schon fertig gebildeten Eikern im Ei antrifft.

Zwischen den nahe bei einander liegenden Kernen ist die Anfangs noch einfache Attractionssphäre, welche vom Samenfaden herstammt[2]). Aber bald zeigt sie eine Andeutung, dass sie sich zur Theilung anschicke.

Die Theilung der Attractionssphäre ist von mir

1) Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc. Morphol. Jahrb. Bd. IV.

2) Das bedeutet natürlich, nach dem oben Entwickelten, nicht etwa, dass der Samenfaden das ganze Material für die Attractionssphäre mitgebracht hätte, sondern nur, dass sein Mittelstück zum Centrum der Attractionssphäre geworden ist, welche sich zum grössten Theil aus dem Eiprotoplasma gebildet hat.

Fig. 11.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 12.

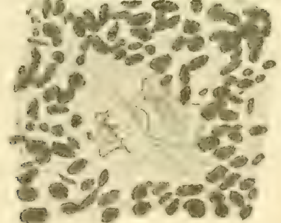


Fig. 10.

Fig. 10—14. Verschiedene Stadien der Attractionssphäre. Leitz Obj. 6, Oc. 1.

in allen Uebergängen beobachtet worden und geschieht folgendermaassen:

Die noch einfache Attractionssphäre in Fig. 7 sendete ihre Strahlen gleichmässig nach allen Richtungen des Raumes aus, nur die Anwesenheit des benachbarten Samenkernes hinderte die freie Entfaltung einer Anzahl von Strahlen; er stand ihnen im Wege.

Wenn nun die Kerne an einander gerückt sind, kommt als zweites Hinderniss für die Ausbreitung der Strahlen der nahe gelegene Eikern hinzu (Fig. 10). So kommt es, dass die Protoplasmastränge der Attractionssphäre sich nur noch in der sogen. „Copulationsebene" frei entfalten können: sie machen gewissermaassen dem Eikern Platz, sich dem Spermakern zu nähern. Dadurch ordnen sich die Strahlen in zwei Gruppen an, die aber noch nach einem gemeinsamen Centrum zustreben.

Dieses Centrum streckt sich nun im weiteren Verlauf in die Länge (Fig. 11, 12), die Gruppirung der Strahlen in zwei Hälften wird deutlicher, schliesslich schnüren sich die beiden Strahlengruppen von einander ab, indem nur noch der eine oder andere Protoplasmafaden beide mit einander verbindet (Fig. 13), bis schliesslich auch diese Verbindung aufhört (Fig. 14).

Es sei hier darauf hingewiesen, dass niemals mit grösserer Sicherheit das Fehlen von Centrosomen, die man doch als „Theilungsorgane" anspricht, nachgewiesen werden konnte, als gerade bei der Theilung der Attractionssphäre. Sie fehlen nicht etwa nur in den in Figg. 10—14 abgebildeten Schnitten, sondern in den zugehörigen Serien. Auch entsteht, wie wir gesehen haben, keine Centralspindel zwischen den sich theilenden Attractionssphären. Ich weise auch auf die ähnlichen Angaben von Rückert[1]) bei Cyclops hin.

Eine merkwürdige Thatsache ist mir an mehreren Präparaten aufgefallen. Bisweilen sieht man (Fig. 10, 14) deutlich einzelne, besonders scharf ausgeprägte, aber kurze Strahlen nach der Membran eines der beiden Vorkerne hinziehen und sich dort an kleine Vorsprünge der Kernmembran anheften. Es liegt die Vermuthung nahe, dass dieser Kern der Samenkern ist, dass jene Befestigungsstrahlen zu denjenigen gehören, die aus dem Mittelstück hervorgegangen waren, und dass sie ihre Verbindung mit

1) J. Rückert, Die Befruchtung von Cyclops strenuus. Anat. Anzeiger 1895.

dem Kopf des Spermatozoon bezgl. dem Samenkern nicht verloren haben. Da sie aber an anderen Präparaten fehlen, so kann ich ihnen eine grössere Bedeutung — etwa in Bezug auf die Fortbewegung des Samenkernes — nicht beilegen.

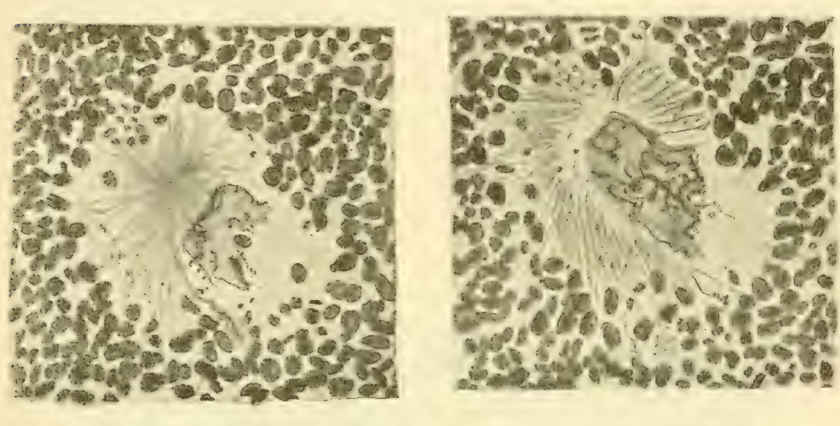
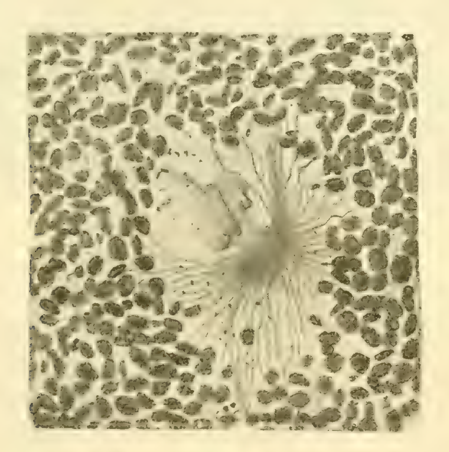


Fig. 16 a. Fig. 16 b.



Fig, 16 c.

Fig. 16 a, b, c drei einer Serie angehörige Schnitte. Fig. 16 a, c Schnitte durch die Mitte der beiden Sphären. Fig. 16 a u. b zeigen Stücke des Furchungskernes.

Im weiteren Verlaufe verschmelzen die beiden Kerne zu einem einzigen, sehr grossen Kern, ein Stadium, welches Fick beim Axolotl nicht beobachtet hat. Dieser Furchungskern macht zwar noch den Eindruck eines Kernes, aber doch nicht

mehr eines gewöhnlichen, ruhenden Kernes. Das Chromatingerüst bildet nicht mehr ein eigentliches Netzwerk, sondern besteht aus schleifenartigen Gebilden, welche sich verästeln und unter einander zusammenhängen, also noch keine selbsständigen Chromosomen sind. Man muss dieses Stadium wohl als analog dem Knäuelstadium bei der Mitose betrachten. Denn offenbar bilden sich aus den einzelnen Abschnitten dieses groben Geflechtes von Chromatinschleifen und -bögen die einzelnen Chromosomen der Furchungsspindel, wie aus den einzelnen Abschnitten des Mutterknäuels die Chromosomen der karyokinetischen Figur hervorgehen.

Eine eigentliche Membran besitzt der Furchungskern nicht mehr, sie ist mit aufgegangen in das Chromatingegeflecht (Fig. 16 a, b).

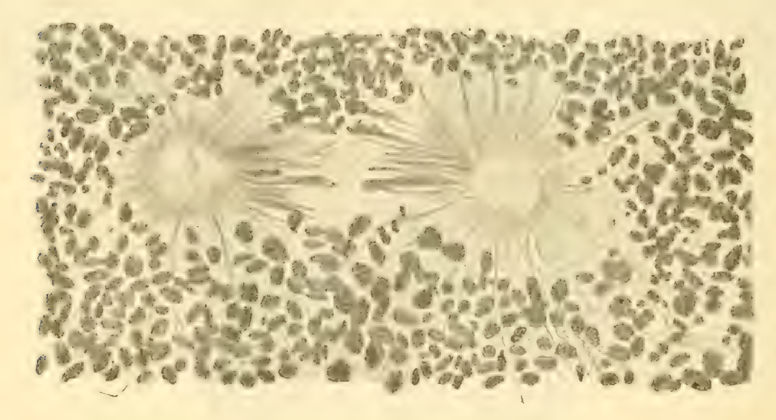


Fig. 17.
Die fertige Furchungs-„Spindel".

Dieser grosse Kern erstreckt sich in der Schnittserie auf 6 Schnitte zu 10 μ, misst aber, da er ganz schräg getroffen ist, mehr als 60 μ, mindestens 90 μ in die Länge. Seine Breite ist 28 μ. Er stellt im Ganzen eine etwa rechteckige Figur dar. Nicht weit entfernt von den beiden schmäleren Seiten des Rechtecks liegen zwei schön entwickelte Attractionssphären. Fig. 16 a stellt den Anfangstheil des Kernes mit der einen Sphäre dar, Fig. 16 b ein mittleres Stück aus dem Kern, Fig. 16 c die andere Sphäre mit noch einigen an sie heranreichenden Chromatinstücken.

Dieses Stadium führt zu dem in Fig. 17 abgebildeten, wo die beiden Strahlungen die Pole der Furchungsspindel geworden sind und der Kern sich aufgelöst hat in eine Anzahl von Chromosomen, welche die Form von *Stäben* haben. Ein jeder dieser Chromatinstäbe ist gegen 28 μ lang und lässt sich nicht scharf abgrenzen gegen die in gleicher Richtung mit ihm verlaufenden Strahlen der Attractionssphäre. Die ganze karyokinetische Figur ist sehr gross; die Centren der beiden Sphären sind etwa 120 μ von einander entfernt. Besonders auffällig ist aber an der Furchungsspindel das fast völlige Fehlen der eigentlichen „Spindel“. Die Chromosomen, welche sich auf dem Stadium der Metakinese befinden, heften sich direkt an die einander zugewandten, von den Strahlungsmittelpunkten ausgehenden Protoplasmafäden. *Zwischen* den beiden Chromosomengruppen sind auf dem abgebildeten Schnitt, dem mittelsten der ganzen Figur, *keine* Fasern vorhanden. Erst auf einem der nächsten Schnitte der Serie verlaufen einige Fasern von Pol zu Pol, ohne jedoch mit den Chromosomen in Berührung zu kommen.

Die Centren der Attractionssphären bestehen aus einem dünnen, spärlichen Netzwerk von Protoplasmafäden, darum folgt eine Zone dichteren Maschenwerkes, und von diesem strahlen lange Protoplasmaradien aus und lassen sich bis tief hinein zwischen die Dotterkörner verfolgen, bis sie schliesslich in das Protoplasmamaschenwerk des Eies übergehen, welches um so spärlicher wird, je weiter man sich von dem Centrum der Sphäre entfernt.

Die *Lage* der Furchungsspindel ist natürlich in der oberen Eihälfte; sie steht mit ihrer Längsachse senkrecht zur Eiachse und liegt so, dass sie die Eiachse im Verhältniss von 1 : 3 theilt. Genau dieselbe Lage haben schon von dem in Fig. 10 dargestellten Stadium an die Vorkerne; es laufen also von diesem bis zum eben beschriebenen Stadium alle Vorgänge ohne wesentliche Ortsveränderung der Kerne ab. Oberhalb der Kerne bez. der Spindel liegen die Dotterkörner äusserst dicht gedrängt, unterhalb derselben viel lockerer.

Das erwähnte Fehlen der Spindelfasern bei der „Furchungsspindel“ macht sich auch späterhin bemerkbar. Wenn die Furche schon angefangen hat durchzuschneiden, sind die Strahlungen

noch schön entwickelt, aber keine Verbindungsfasern gehen von der einen Sphäre durch die Zellscheidewand zur andern hinüber; ebenso fehlt jede Andeutung einer „Zellplatten"-Bildung.

Es bleibt noch übrig, das Schicksal der ebenfalls in den Dotter eingedrungenen, aber nicht zur Copulation mit dem Eikern gelangten „Nebenspermatozoon" zu schildern. Solcher findet man fast in jedem Ei 1 oder 2, oder auch noch mehr. Anfangs machen sie dieselben Veränderungen durch wie das Hauptspermatozoon, ja man darf Anfangs eigentlich noch gar nicht von „Haupt"- und Nebenspermatozoën sprechen. Vorläufig sind alle eingedrungenen Spermatozoën gleichwerthig, und erst, wenn der Eikern in die Nähe eines derselben gelangt, macht sich jener Unterschied geltend, dann erst wird entschieden, welches Haupt-, welches Nebenspermatozoon wird.

Die Nebenspermatozoën findet man in den verschiedensten Stadien im Ei. Manchmal bilden sie noch einen stark in die Länge gezogenen, an den Kopf des Spermatozoon erinnernden Kern, in dessen Nähe eine Strahlung entwickelt ist, oder auch fehlen kann. Ueberhaupt scheinen die Sphären der Nebenspermakerne rasch zu Grunde zu gehen, denn selten findet man sie an weiter entwickelten Nebenspermakernen. Doch habe ich einmal sogar eine doppelte Sphäre gesehen. Direkte Theilungen der Nebenspermakerne, wie Braus[1]) sie beschreibt, habe ich nicht finden können. Ausser der physiologischen Polyspermie giebt es auch eine bedeutend stärker ausgesprochene, pathologische. Fig. 18 stellt einen Kern aus einem pathologisch überfruchteten Ei dar. Solcher Kerne waren nämlich in dem zugehörigen Ei nicht weniger als 11. Alle waren ellipsoide Gebilde mit einem eigenthümlichen,

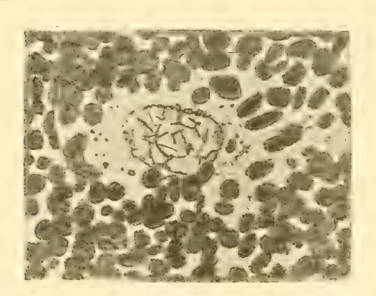


Fig. 18.
Einer von 11 in einem Ei vorhandenen Nebenspermakernen.

1) l. c., Anhang.

eckigen, scharf ausgeprägten Chromatinnetzwerk. Von Strahlung war in dem Ei trotz seiner 11 Kerne keine Spur.

Auf dem Stadium der Zweitheilung habe ich niemals mehr etwas von einem Nebenspermakern gesehen, doch ist mein Material von diesem Stadium zu gering, um ihre Existenz Braus gegenüber ganz zu leugnen, zumal diese mit Bezug auf die Beantwortung nach der Frage der Herkunft der Merocytenkerne bei Reptilien und Fischen eine grosse Bedeutung hätte.

Zusammenfassung.

1. An dem soeben abgelegten Ei von Triton ist das erste Richtungskörperchen fertig gebildet und liegt dem Ei in einer Delle am oberen Pol auf. Die zweite Richtungsspindel befindet sich in unmittelbarer Nähe dieser Delle.

2. Beim Triton ist Polyspermie in mässigem Grade nicht pathologisch.

3. Das Eindringen des Samenfadens in den Dotter hat die Bildung eines „Empfängnisskegels" zur Folge.

4. Der Schwanz des Spermatozoon wird resorbirt, nachdem er sich mehrfach geknickt hat und eine Ansammlung von Protoplasma um ihn herum entstanden ist.

5. Um das Mittelstück herum und zum Theil aus demselben entsteht wahrscheinlich die Attractionssphäre.

6. Der Kopf wird zum Spermakern.

7. Die Attractionssphäre ist nur eine durch strahlige Anordnung sich auszeichnende Parthie des protoplasmatischen Netzwerkes, welches für gewöhnlich zwischen den Dotterkörnern ausgebreitet ist.

8. Ein Centrosoma ist nicht im Centrum der Sphären nachzuweisen.

9. Die Sphäre theilt sich, wenn die Vorkerne dicht beieinander liegen, durch einfache Zerschnürung, ohne Bildung einer Centralspindel.

10. Die Vorkerne verschmelzen zu einem Furchungskern.

11. Aus dem Furchungskern entsteht die Furchungsspindel, bei welcher die eigentliche Spindelfigur so gut wie ganz fehlt.

12. Die Nebenspermatozoën machen Anfangs dieselben Veränderungen durch wie das Hauptspermatozoon, später verliert sich erst gewöhnlich die Sphäre. Weiterhin verschwinden sie ganz.

Zum Schlusse meiner Arbeit kann ich es nicht unterlassen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. Hertwig, für das Interesse und die Förderung, die er meiner Arbeit entgegengebracht hat, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca.

II. Mittheilung.

Von

M. Nussbaum.

Hierzu Tafel XXIII.

Wegen der vorgerückten Jahreszeit musste bei der Veröffentlichung eines gleichbetitelten Aufsatzes (d. Arch. Bd. 36, pag. 479) die Entscheidung offen gelassen werden, ob die Weibchen der Rana fusca ihre Eier ohne Mitwirkung der Männchen aus den Eierstocksfollikeln ausstossen könnten. Ich habe nun in diesem Jahre den folgenden Versuch angestellt:

Am 4. Februar wurden sechs weibliche, noch im Winterschlaf verharrende Rana fusca in ein besonderes Aquarium gebracht und in einem mässig durchwärmten Raume aufgestellt.

Am 9. März lagen drei Klumpen Laich im Aquarium. An der Gestalt des Bauches liessen sich leicht die drei Frösche bestimmen, von denen der Leich stammte. Bei der Tödtung und Oeffnung eines dieser Exemplare waren Eierstöcke und Eileiter leer. In jedem Uterus lag noch ungefähr die Häfte der bei der diesjährigen Ovulation aus dem Eierstock entleerten reifen Eier in ihren Gallerthüllen (Vergl. Fig. 2).

Der Versuch zeigt, dass die Weibchen der Rana fusca ohne Beihülfe von Männchen die Eier aus dem Ovarium ausstossen können, dass die Eier in die Eileiter und Uterus überwandern und zum Theil wenigstens auf natürlichem Wege in das Wasser abgesetzt werden.

Die Frösche waren einen ganzen Monat lang isolirt.

Aber schon bei den im vorigen Jahre angestellten Versuchen war es auffällig gewesen, dass die aus der Umarmung der Männchen gelösten Froschweibchen nicht alle Eier aus dem Uterus entleert hatten.

Es kam daher darauf an, weiter zu beobachten, ob bei

guter Fütterung die Thiere entweder den Rest der Eier ausstossen oder aufsaugen, oder gar an einer Quellung der Gallerte, welche jedes Ei im Uterus wie eine Hohlkugel umgiebt, zu Grunde gehen würden.

Demgemäss wurden die beiden anderen Froschweibchen, die schon eines Theiles ihres Laichs sich entledigt hatten, in ein besonderes Aquarium b eingesetzt.

Am folgenden Tage, dem 10. März, fand sich in diesem Aquarium ein neuer Klumpen Laich. Der Frosch mit ganz schlappem Bauch, von dem sich erwarten liess, dass er diese Portion Eier geliefert habe, wurde getödtet und geöffnet. Eierstock und Eileiter waren ganz leer. Im rechten Uterus lagen ungefähr zwanzig, im linken nur noch drei Eier (vergl. Fig. 3).

Die übrigen vier Frösche erhielten vom 14. März an bis zu ihrem Tode alle vier Tage eine Portion frisches Fleich als Nahrung, damit sie nicht an Entkräftung zu Grunde gingen. Denn es hatte sich ja gezeigt, dass die Abwesenheit der brünstigen Männchen die Weibchen zwar nicht an der Eiablage hindere, aber jedenfalls dieses Geschäft verzögere. Die Eier wurden nicht in einem Zuge, sondern mit grösseren Unterbrechungen entleert.

Der noch lebende zweite Frosch des Aquarium b hatte am 17. März zum zweiten Male gelaicht. Da die vorher getödteten beiden Exemplare einen der Zeit entsprechenden Rest von Eiern noch im Uterus zurückgehalten hatten, so war es nicht unmöglich, dass es sich bei diesem Thiere ähnlich verhielte. Um den Einfluss der Vereinigung der Geschlechter auf die völlige Entleerung des Uterus zu prüfen, brachte ich ein Männchen, das im Freien aus der Umarmung mit einem Weibchen gelöst worden war, zu dem isolirten Weibchen in das Aquarium b. Es fand jedoch keine Umarmung zwischen den beiden Thieren statt; auch setzte das Weibchen keine Eier mehr ab. Als es am 25. März getödtet wurde, waren Eierstock, Eileiter und Uterus ganz leer. Die völlige Entleerung hatte somit schon vor der Vereinigung mit dem Männchen im Aquarium b stattgefunden.

Inzwischen hatten auch die übrigen drei Weibchen in ihrem Aquarium wiederholt Laich in grösseren und kleineren Klumpen fahren lassen. Die beiden Thiere mit den am meisten zusammengefallenen Bäuchen wurden am 25. März getödtet. Alle Eier waren ausgestossen; Eierstock, Eileiter und Uterus ganz leer.

Somit hatten von fünf Weibchen der Rana fusca drei ohne jede Beihülfe der Männchen mit der Zeit den ganzen Vorrath an reifen Eiern entleert; das am frühzeitigsten (9. März) getödtete Weibchen hatte noch fast die Hälfte der Eier in den beiden Uterus, das andere am 10. März nach wiederholtem Laichen untersuchte Thier dagegen nur noch eine geringe Zahl von Eiern zurückbehalten.

Von den sechs zum Versuch benutzten Thieren war am 25. März nur noch eins am Leben. Wie man sich erinnern wird, war es seit 14 Tagen regelmässig gefüttert worden und in Folge dessen sehr lebhaft. Man sah deutlich, dass noch auf beiden Seiten der grösste Theil der Eier im Uterus lag, der sich wie ein anal von den Lungen gelegener Schrotbeutel anfühlte, worin die einzelnen Eier als deutlich gesonderte Körner durch die Bauchdecken hindurch zu erkennen waren. Der Contour des mit den Eiern gefüllten Uterussackes blieb bei Lageveränderungen des Thieres beiderseits gut erhalten, so dass man die Annahme ausschliessen konnte, die Eier lägen etwa in der freien Bauchhöhle. Auch wurde der Uterus jeder Seite bei der Athmung des Thieres als Ganzes verdrängt; er bewegte sich bei der Einathmung analwärts, bei der Ausathmung oralwärts. Der Frosch wurde bis zum 8. August am Leben erhalten und während der Zeit gut gefüttert. Zwischendurch liess das Thier von Zeit zu Zeit kleine Klümpchen Laich fahren; in der letzten Zeit vor seinem Tode aber nur ungefärbten Schleim. Dabei verkleinerte sich der rechte Uterus auffallend, der linke blieb aber als mässige Geschwulst sichtbar. Einzelne Körner konnten an dieser offenbar noch in einem Sacke, dem Uterus, eingeschlossenen Geschwulst nicht mehr erkannt werden. Das Thier blieb munter und lebhaft. Als es am 8. August 1896 getödtet und dann geöffnet wurde, war sein linker Uterus kirschengross und von mattweisser Färbung. Gemessen wurde am Uterus die Länge = 20 mm, Breite = 17 mm, Tiefe 15 mm. Das Thier wurde in Formalin erhärtet. Nach Eröffnung des Uterus liess sich eine Kugel herausheben, die an der Oberfläche glatt war und nur in der Nähe des Ueberganges vom Uterus in die Kloake Eindrücke zeigte, wie man sie an einem frischgekneteten Teig findet. Offenbar rührten diese Unebenheiten von der zeitweisen Entleerung eines Theiles der Kugel durch den After her. Auf dem Durchschnitt war die

Kugel rein weiss und homogen. Es liess sich mit blossem Auge keine Spur von Eiern mehr darin erkennen. Jedenfalls sah man, wenn die Eier nicht völlig verschwunden waren, von ihrem Pigment absolut nichts mehr. Die Oeffnung des Eileiters nach der Kloake war gross und spaltförmig, fast in einer Sagittalebene des Leibes gelegen. Der rechte Uterus war entleert. Vergleicht man die Fig. 1, 2 und 3 mit der von diesem letzten Weibchen stammenden Photographie in Fig. 4, so ergiebt sich, das Eierstock und Eileiter entsprechend der vorgeschrittenen Jahreszeit bei dem zuletzt getödteten Thier (Fig. 4) sich fortentwickelt haben. Im Ovarium sind wieder mittelgrosse pigmentirte Eier; in den Eileitern, deren Durchmesser sich bedeutend vergrössert hat, sind die Drüsen wieder mit Sekret für die Eier der nächsten Brunstperiode angefüllt.

Offenbar ist dieser Frosch getödtet worden, bevor der ganze Rest von Gallerte aus dem linken Uterus entfernt war. Da er aber noch am 7. August, 24 Stunden vor der Abtödtung Schleim aus der Kloake entleert hatte und sein rechter Uterus ganz leer gefunden wurde, so ist es sicher, dass auch der Rest im rechten Uterus sich auf natürlichem Wege, wenn auch verspätet und in kleinen Portionen entleert haben würde. Die Eröffnung des Thieres war deshalb nöthig geworden, weil zuletzt nur reine ungefärbte Gallerte und keine Eier mehr abgingen. Die Untersuchung zeigte dann, dass von den Eiern auch im Uterus keine nachweisbare Spur zurückgeblieben war.

Somit ist es erwiesen, dass die während der Brunstperiode von Männchen fern gehaltenen Weibchen der Rana fusca Laich absetzen und an dem etwas länger im Uterus zurückgehaltenen Laich nicht zu Grunde gehen. Ein Zugrundegehen der unbegatteten Weibchen wäre auch nur dann denkbar, wenn durch Bersten eines Uterus die Eier mit ihrer Gallerthülle in die Bauchhöhle zurücktreten würden. Dann wäre es möglich, dass in der Bauchhöhlenflüssigkeit die Gallerte aufschwellen würde, was im Uterus aber nicht geschieht.

Die schon in der ersten Mittheilung geäusserte Vermuthung trifft somit zu. Das Weibchen der Rana fusca bedarf zu keiner Phase des Laichgeschäftes der Mithülfe des Männchen. Die Eier verlassen auch bei den längere Zeit vor dem Eintritt der Laichperiode von den Männchen getrennten Weibchen den Eierstock,

treten in die Bauchhöhle und durch den Eileiter in den Uterus über. Die Eier werden auch, freilich nicht wie beim gepaarten Weibchen in einem Zuge, sondern in kleineren oder grösseren Zwischenräumen bis zur völligen Entleerung des Uterus in das Wasser abgesetzt. Da die Eier unbefruchtet sind, so tritt, wie dies schon Spallanzani bekannt war, keine Entwicklung ein. Bleiben Eier im Uterus längere Zeit zurück, so schwinden die Eier, indem sie höchst wahrscheinlich resorbirt werden. Die Gallerte, die während der Laichperiode selbst die Eier einzeln einhüllt, grenzt sich nicht mehr, wie wenn sie unter normalen Verhältnissen, d. h. für kurze Zeit im Uterus liegt, in die einzelnen zu je einem Ei gehörigen kleinen Kugeln deutlich ab, sondern fliesst zusammen und stellt dann eine einzige gleichartige Masse dar, von der zeitweise kleine Portionen durch den Anus entleert werden. Es scheint, dass diese Gallerte im Gegensatz zu den von ihr eingehüllten Eiern gar nicht resorbirbar ist.

Rana fusca laicht auch in der Gefangenschaft; Rana esculenta aber nicht. Die Unfruchtbarkeit gefangener Wasserfrösche beruht jedoch nicht darauf, dass den Weibchen die Männchen fehlen, sondern dass beide Geschlechter durch den Einfluss der Gefangenschaft steril gemacht werden. Rana fusca laicht auch ohne Männchen. In der Gefangenschaft kann das Weibchen der Rana esculenta trotz der Gegenwart von Männchen seiner Art nicht laichen.

Das Ergebniss der vorliegenden Untersuchung besteht somit in dem Nachweise, dass Rana fusca von der allgemeinen Regel keine Ausnahme mache. Reifung und Ausstossung der Eier ist eine ausschliessliche Funktion des weiblichen Organismus. Auch die Ablage der Eier ist nicht an die Gegenwart von Männchen gebunden, wenn sie auch dadurch beschleunigt wird.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Die Frösche wurden mit eröffneter Bauchhöhle entweder sofort (Fig. 1 bis 3) oder nach vorheriger Behandlung mit 4% Formol in 70 procentigen Alkohol gehärtet und alsdann bei derselben Vergrösserung

photographirt. Einer besonderen Erläuterung durch Beifügung von Buchstaben wird es nicht bedürfen. Man findet auf jeder Figur sichtbar oral zwischen den Leberlappen das Herz und anal davon die Gallenblase. Nach dem Füllungsgrade der beiden Uterus sieht man den Darm mehr oder weniger in seiner ganzen Ausdehnung vom Magen bis zum Rectum. In Fig. 1 sind die beiden Hörner der Harnblase leer, aber gut zu erkennen. In Fig. 2 ist die Harnblase nach der linken Seite des Thieres, in Fig. 3 nach der rechten Seite vor den mehr (Fig. 2) oder weniger (Fig. 3) gefüllten Uterus herübergezogen.

Fig. 1. Weibchen von Rana fusca. Alle Eier sind in die beiden Uterus übergetreten. Die Eierstöcke sind zurückgesunken und von grossen pigmentirten Eiern völlig entleert, die Eileiter schlapp und von geringer Wandstärke.

Fig. 2. Weibchen von Rana fusca, getödtet am 9. März 1896.

Fig. 3. Weibchen von Rana fusca, getödtet am 10. März 1896.

Fig. 4. Weibchen von Rana fusca, getödtet am 8. August 1896. Die Eileiter sind wieder dicker geworden. In den Eierstöcken liegen wieder mittelgrosse pigmentirte Eier. Der linke Uterus ist durch eine farblose, glatte, auf der Oberfläche nicht höckerige Masse aufgetrieben. (Man vergleiche Fig. 1 und 2, wo in beiden Uterus noch Eier in ihren Gallerthüllen deutlich gegen einander abgesetzt darin liegen.)

(Aus dem histologischen Laboratorium der Nervenabtheilung des hauptstädt. Siechenhauses „Elisabeth“ zu Budapest.)

Zur feineren Struktur der Hirnrinde und über die funktionelle Bedeutung der Nervenzellenfortsätze.

Von

Docenten Dr. **Karl Schaffer,** Ordinarius der Abtheilung.

Hierzu Tafel XXIV und XXV.

Mit meinen gegenwärtigen Untersuchungen gedenke ich die klassischen Forschungen Golgis, R. y Cajals und Köllikers über die Hirnrinde in einem Punkte u. z. in Bezug auf den feinsten Bau der kleinsten Pyramiden zu vervollständigen. Diese

Elemente der Rinde, welche zwischen den pluripolaren Zellen der moleculären Schicht und den kleinen (echten) Pyramiden liegen, bieten derartig interessante Verhältnisse dar, dass ich deren genauere Schilderung für nothwendig erachte. Insbesonders zeigt der Axencylinder oder mit Kölliker gesagt der Axon der fraglichen Elemente sammt dessen Collateralen ein so markantes Verhalten, welches, abgesehen von dem rein morphologischen Interesse, besonders in funktioneller Hinsicht wichtige Schlüsse gestattet. Dies darzulegen sei mir in den nachfolgenden Zeilen gestattet.

Ich übergehe die genugsam bekannten Strukturdetails der Hirnrinde und wende mich sofort vor Allem zur Schilderung der äusseren Formverhältnisse der sogenannten kleinsten Pyramiden. — Cajal lässt auf die Schicht seiner pluripolaren Nervenzellen der oberflächlichsten, molecularen Lage der Rinde Zellelemente folgen, welche er ganz richtig nicht so sehr pyramidenförmig, als vielmehr polygonal oder kernförmig schildert, zählt dieselben aber zu den kleinen Pyramiden, da ihre Form sich umsomehr der wahren Pyramide nähert, je tiefer sie liegen. Ich möchte jedoch vorweg betonen, dass das morphologische Ensemble dieser Nervenzellen derartig charakteristisch ist, dass ich nicht anstehe, dieselben als eine selbständige Form der Rindenzellen zu betrachten. Bevor wir nämlich nach Durchmusterung der moleculären Schicht zu den wahren, kleinen Pyramiden gelangen, fällt uns eine ziemlich dichte, ungefähr vierreihige Schicht von Nervenzellen auf, deren Form eine sehr variable ist. Es finden sich mit der Rindenoberfläche parallel verlaufende spindelförmige, sodann zur Oberfläche vertikal gestellte birn- oder spindelförmige, ovoide, kugelige, wohl auch vieleckige Zellkörper vor, deren Grösse ungefähr jener der kleinen Pyramiden entspricht. Als interessant mag der Umstand bezeichnet werden, dass die Dendriten dieser Zellen ungefähr in dem Sinne der äusseren Form sich vertheilen, d. h. die spindelförmigen Elemente senden aus ihren beiden Polen wurzelförmige Dendriten, also hauptsächlich nur in zwei Richtungen, während die mehr kugeligen oder polygonalen Elemente fast radiär in allen Richtungen mit ihren Dendriten ausstrahlen. Auch scheint es bemerkenswerth zu sein, dass die mit der Oberfläche parallel liegenden Zellen mehr tangential ihre Dendriten entsenden, obschon Seitenäste vertikal zur Oberfläche verlaufen, während die vertikal gestellten Elemente

Dendriten direkt aufwärts zur molecularen Lage und manchmal recht tief abwärts bis in die Schicht der Riesenpyramiden schicken. Auffallend ist manchmal der überraschende Reichthum der Dendriten, welcher sich hauptsächlich bei den zur Oberfläche vertikal gestellten Elementen, seien sie birnförmig oder polygonal, zeigt, wie dies der einfache Anblick der Figg. 4 u. 5 der Tafel XXIV lehrt. Allgemein jedoch vertheilen sich die Dendriten der fragwürdigen Elemente, fast in jeder Richtung, erreichen die Rindenoberfläche ebenso wie die Pyramiden und erstrecken sich tief hinab, manchmal bis zur Ammonsformation der Hirnrinde. Es sei mir noch die Bemerkung gestattet, dass die zur Oberfläche verlaufenden Dendriten, soviel ich sah, viel weniger als die Dendriten der Pyramiden mit dem wohlbekannten, charakteristischen Reif besetzt sind, sondern vielmehr als glatte, jedoch sehr unebene, weil mit sehr häufig wiederkehrenden rosenkranzartigen Anschwellungen versehene Fortsätze verlaufen.

Soviel in aller Kürze über die Dendriten jener Lage von Nervenzellen, welche ich als die Schicht der oberflächlichen polymorphen Nervenzellen benennen würde. Viel interessantere Verhältnisse bieten die Axonen sowie deren Collateralen dar.

Mit Bezug auf den Längsverlauf der Axonen lassen sich drei Arten von Nervenzellen unterscheiden. 1. Vor allem fallen a) Elemente auf, welche einen sehr kurzen und der Golgi'schen Zellen entsprechend sich aufzweigenden Axon besitzen (s. Taf. XXIV, Fig. 2; Taf. XXV, Fig. 1 *b* und *c*); b) gibt es Nervenzellen, welche einen viel längeren und reichlicher verzweigten Axon auch im Sinne einer Golgi'schen Zelle aufweisen (s. Taf. XXIV, Fig. 1). Als besonders charakteristisch betone ich, dass die Axone dieser Zellen zumeist horizontal verlaufen und tangential ihre Endausbreitungen finden, während ihre Collaterale, rechtwinkelig oder schief entspringend, nach kurzem horizontalem Verlauf in die vertikale Richtung umbiegen, wobei sie die Rindenoberfläche erreichen, um hier mit kleinen terminalen Knötchen zu enden. Besonders hervorhebenswerth scheint es mir zu sein, dass ich in einem Präparate eine polygonale Nervenzelle mit zwei Axonen fand, wovon einer aus der Nervenzelle selbst entsprang und schief mit dichotomischer Verzweigung gegen die Oberfläche zu verlief, während der zweite Axon aus einem secun-

dären Dendritenzweig entstehend mehr horizontal verlief, wobei er mehrfache Collaterale auf- und absteigend entsendete (s. Taf. XXV, Fig. 1 *a*).

2. Fanden sich Elemente mit mittellangem Axon vor; letzterer entwickelte sich immer aus dem unteren Theile des Zellkörpers oder aus einem basalen Dendritenzweig, verlief etwas geschlängelt in gerader Richtung abwärts und verzweigte sich in der Schicht der kleinen und grossen Pyramiden. Noch nahe zur Zelle entsendet dieser absteigende Axon Collaterale, welche zumeist in schief absteigender Richtung verlaufen, wobei sie secundäre Collaterale aus sich, ihrem Ursprunge aus dem Axon nahe, entstehen lassen, welche sich abermals theilend, etwas schief-horizontal, nahe zur molecularen Schicht, sich ausbreiten. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, für die aus den wahren Collateralen entspringenden Aestchen den Namen F i b r i l l e n vorzuschlagen, worunter wir also secundäre, tertiäre etc. Collaterale verstehen dürften. Wie ich unten des Näheren darlegen werde, spielen die Collateralen, sowie deren Seitenäste, die Fibrillen, bei der Leitung der Nervenerregung eine sehr wichtige Rolle; ich halte daher rascher Verständigung halber die genauere Bezeichnung der Axonbestandtheile für sehr erwünscht. — Nach dieser momentanen Abschweifung kehre ich zur Schilderung der Endausbreitung dieser absteigenden Axonen zurück. Wie gesagt, erreichen dieselben die Schicht der Pyramiden; hier, einestheils zwischen den basalen Dendriten der kleinen und dem apicalen Fortsatz der mittleren Pyramiden, andertheils zwischen den basalen Dendriten der mittleren und apicalen Fortsatz der Riesenpyramiden breiten sich die Endverzweigungen der absteigenden Axonen aus und zwar in einer Weise, welche den Kontakt von mehreren und entlegeneren Pyramiden ermöglicht. Wie die Fig. 3 der Taf. XXIV lehrt, splittert sich der absteigende Axon zwischen den kleinen und mittleren Pyramiden derart auf, dass er zwei mit einander parallel gestreckt-horizontal verlaufende Collaterale entsendet, auf diese Weise entferntere Pyramiden erreichend, und endlich mehrere kürzere auf- und absteigende Endäste entstehen lässt, wodurch mehrere, nahe ringsherum gelegene Pyramiden in den Wirkungskreis e i n e r oberflächlichen polygonalen Nervenzelle gezogen werden. Letztere Weise der terminalen Aufsplitterung zeigt auch die Nervenzelle 4 der Taf. XXIV.

3. Gibt es Elemente, wie es die Fig. 5, Taf. XXIV bezeugt, mit einem sehr langen absteigenden Axon, welcher die unterste Lage der Hirnrinde, die tiefen polymorphen Nervenzellen erreicht. Dieser Axon entspringt als mittelstarker Stamm, also mit etwas schwächerem Kaliber als die Axonen der Riesenpyramiden; nahe zu seinem Ursprunge entsendet er in äusserst markanter Weise seine Collaterale ab, welche nach rechtwinkeliger Abzweigung sofort aufwärts zur Rindenoberfläche ziehen, diese auch erreichen und nebstbei dichotomisch in feinste Fibrillen sich aufspalten. Solche Collaterale fanden sich verhältnissmässig in ansehnlicher Zahl vor; ich zählte 2 bis 6 Aeste. Etwas entfernter von der Zelle, schon in der Schicht der mittleren Pyramiden, entstehen noch rechtwinkelig kleine und kurze Collaterale; jedoch bereits hier verdünnt sich der Axon, welcher in der Schicht der polymorphen Nervenzellen bereits als ein sehr schwächlicher, feiner Fortsatz erscheint, um hier entweder vertikal als feinster Endfaden zu enden oder etwas schief sich umbiegend, mit einer kleinen Anschwellung sein Ende erreicht. Bei der ganz erklecklichen Länge dieses absteigenden Axons legte ich mir die Frage nahe, ob denn dieser die weisse Substanz nicht erreiche? Meine diesbezüglichen eingehenden Forschungen aber verneinen die Frage; nur in einem einzigen Falle hatte es den Anschein, als könnte der Axon auch in das Windungsmark dringen, war aber bereits äusserst verdünnt.

Im Obigen gab ich die knappe Schilderung jener Nervenzellen, welche, um nochmals hervorzuheben, zwischen der molecularen und der Pyramidenschicht in der Form von fusiformen oder polygonalen Körperchen gelegen sind. Ich nenne dieselben die Schicht der oberflächlichen polymorphen Nervenzellen und stelle somit sie in Gegensatz zu den tiefsten Nervenzellen der Hirnrinde, welche gleichfalls polymorph sind. Die genauere Schilderung dieser Schicht schien mir deshalb wichtig, weil ich selbst bei Cajal, dem wir nach Golgi eine so vollständige, wahrhaftig klassische Untersuchung und Beschreibung der Hirnrinde verdanken, die umständliche Erwähnung der oberflächlichen polymorphen Elemente vermisse. Dies konnte nur so geschehen, dass Cajal die erwähnte Schicht mit der Lage der kleinen Pyramiden verschmelzte und somit keine besondere Individualität diesen Zellen zumaass. Nichtsdestoweniger entging Cajals

scharfem Blicke eine Zellenform nicht, von welcher er bei dem Punkte der „Couche des petites pyramides“ in seiner Arbeit „Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères“ (Cellule) Folgendes schrieb: „Nous avons vu parfois le cylindre-axe se terminer dans les zones moyennes de l'écorce par une dichotomie, après avoir perdu son individualité et sa direction primitives, Fig. 15 a; néanmoins on ne peut nier la possibilité, que l'une des branches ne puisse atteindre, après un cours plus ou moins oblique, la couche de substance blanche.“ Diese Zelle Cajals entspricht vollkommen meiner auf Taf. XXIV, Fig. 4 dargestellten Nervenzelle. Wie gesagt aber, finden die oberflächlichen polymorphen Zellen keine selbständige Schilderung, insbesondere deren interessante Axonenverhältnisse. Kurz resumirt erwähne ich, dass die soeben abgehandelten Nervenzellen sämmtlich intracortical sich ausbreitende, daher Zellen nach Golgis Typus sind, welche aber gesetzmässig Axone von drei verschiedenen Längen besitzen; und zwar 1. ganz kurze Axone, welche sich in der Schicht der oberflächlichen polymorphen Zellen horizontal ausbreiten und mit ihren Collateralen zur moleculären Schicht emporsteigen; 2. mittellange absteigende Axone, deren Endausbreitungen in der Schicht der Pyramiden, also ungefähr in der Mitte des Rindendurchmessers, erfolgen; schliesslich 3. lange absteigende Axone, welche nahe zu ihrem Ursprunge recurrirende, aufsteigende Collaterale zur molecularen Lage abgeben und nach gestreckten Verlauf in der Schicht der tiefen polymorphen Nervenzellen enden. — Somit breiten sich die Axone in drei verschiedenen Höhen der Rinde aus und entsenden in äusserst charakteristischer Weise zur Rindenoberfläche constant nachweisbare recurrirende Collaterale.

Meine Untersuchungen bezogen sich auf den vorderen Abschnitt der Hirnrinde des neugeborenen Hundes. Wenn ich daher mich oben so ausdrückte, dass die soeben geschilderten Verhältnisse Cajal entgangen sind, so ist das folgendermaassen zu verstehen. Wohl schildert der spanische Gelehrte oberflächliche Nervenzellen, unter der Schicht der pluripolaren Zellen liegend, welche er mit dem Namen der „Zone der senkrechten, spindelförmigen Zellen“ belegte, und welche, in drei bis vier unregelmässigen Reihen angeordnet, aus ihrem eiförmigen, senkrecht verlängerten Körper einen ausserordentlich

feinen („vielleicht den feinsten, den man kennt“) Axon abwärts bis zum unteren Drittel der Rindenschicht senden. Cajal meint von diesem Axon gleichfalls, dass er „vielleicht“ bis zur weissen Substanz gelangt, „doch war derselbe in unseren Präparaten nie ganz zu verfolgen“. Es ist wohl sofort ersichtlich, dass diese Zellen meinen oberflächlichen polymorphen Nervenzellen mit langem Axon entsprechen. Doch ist zu betonen, dass Cajal die erwähnte Zone der senkrechten, spindelförmigen Zellen als zum Bau der unteren Hinterhauptslappen der kleinen Säugethiere specifisch gehörend betrachtet, indem er die Zonen der Hinterhauptregion folgend unterscheidet: 1. die moleculare, 2. die Schicht der spindelförmigen, senkrechten Zellen, 3. die mittlere Faserlage oder die Schicht der kleinen Pyramiden, 4. die Schicht der grossen Pyramiden, 5. die Schicht der polymorphen Elemente. „Die 2. Schicht (oder die der kleinen Pyramiden der anderen Theile der Rinde) erscheint durch verschiedene Lagen von sehr kleinen spindelförmigen Körperchen ersetzt, welche, soviel wir wissen, in keiner anderen Gehirnprovinz vorkommen.“ (Ueber den Bau der Rinde des unteren Hinterhauptslappens der kleinen Säugethiere. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. LVI. Bd. 4. Heft.) Cajal bemerkt ferner, dass „unter diesen senkrechten Spindelformen sich manchmal Zellen befinden, welche, weil ihnen die aufsteigende Ausbreitung fehlte, Spongioblasten der Netzhaut gleichen; doch besitzen auch diese Axencylinder wie die anderen Zellen eine grosse Feinheit.“

Eine genaue Analyse der Figuren Cajals ergab mir sicher, dass die „spindelförmigen, senkrechten Zellen“ Cajals mit meinen oberflächlichen polymorphen Elementen identisch resp. analog sind, denn vor allem ist ihre Lage und ferner die Richtung und Ausbreitung ihrer Fortsätze mit jenen meiner Zellen übereinstimmend. Meine Untersuchungen ergaben als neue Thatsachen jedoch Folgendes: 1. Gibt es auch im vorderen Abschnitte des Gehirns Nervenzellen der Rinde, welche zwischen der molecularen Schicht und den kleinen Pyramiden liegen; somit sind dieselben nicht specifisch für die Hinterhauptregion; 2. dieselben sind von den kleinen Pyramiden gesondert als selbständige Zellenform zu betrachten, welche ausser den langen, bis zur weissen Schicht hinabsteigenden Axonen, einen mittellangen und einen kurzen Axon entsenden; 3. ergaben meine Untersuchungen, dass

wenn auch spärlich, Nervenzellen mit zwei Axonen in der Schicht der oberflächlichen polymorphen Elemente vorkommen, somit analoge Gebilde zu den pluripolaren Nervenzellen der molecularen Schicht darstellen; 4. beschrieb ich die charakteristischen recurrirenden Collateralen der absteigenden Axonen.

Soweit die von mir eruirten Thatsachen, welche wohl zweifellos darthun, dass die oberflächlichen polymorphen Nervenzellen eine wohlcharakterisirte Individualität besitzen, somit eine selbstständige Schicht der ganzen Hirnrinde darstellen. Sie sind keinesfalls mit den kleinsten Pyramiden zu verwechseln, da sie sich von letzteren durch die intracorticale Ausbreitung ihres Axons genugsam unterscheiden. Sie stellen Nervenzellen dar, die vermöge ihrer Axonenverhältnisse als Associationszellen im Cajal'schen Sinne zu betrachten sind. Sie sind Nervenzellen, welche die verschiedenen Höhenelemente der Hirnrinde in mannigfachster Weise verknüpfen.

Soviel im Allgemeinen über die funktionelle Bedeutung der oberflächlichen polymorphen Nervenzellen. Es verlohnt sich aber, die Kontaktmöglichkeiten, welche sich durch die beschriebenen Axonenverhältnisse ergeben, bis in die Einzelheiten zu verfolgen; dadurch kam ich aber zu Betrachtungen, welche meinen Auseinandersetzungen bezüglich der individuellen Neuronenthätigkeit einen mehr allgemeinen Anstrich verliehen. Es sei mir gestattet, dieselben vorzuführen, wobei ich am richtigsten an Köllikers Sätze anknüpfe, welche dieser hochverdiente Forscher bezüglich der Beziehungen der Elemente der Hirnrinde zu einander[1]), folgend formulirt:

1. Die Nervenzellen verarbeiten die empfangenen Erregungen und pflanzen dieselben cellulifugal durch ihre Axonen weiter.

2. Die von diesen fortgeleiteten Zustände werden nie von noch markhaltigen Fasern, sondern nur von den marklosen Enden der Axonen weiter übertragen, oder wie in gewissen Fällen durch von Hause aus marklose Axencylinder.

3. Diese Uebertragungen geschehen theils auf Zellenkörper direkt, theils auf einem Umwege durch bestimmte Dendriten.

4. Eine cellulipetale Leitung durch Collateralen ist bis jetzt nicht nachgewiesen, ebensowenig wie eine cellulifugale Leitung durch Dendriten.

1) Handbuch d. Gewebelehre. II. Theil 1896, pag. 686.

Aus diesen Sätzen greife ich den vierten, welcher in prägnanter Weise die durch Kölliker angenommenen fundamentalen Leitungsverhältnisse vorführt, heraus und zwar aus dem Grunde, weil durch denselben der Neuronenmechanismus regiert wird. Kölliker nimmt also, ebenso wie es als Erster Cajal that, ferner Retzius, van Gehuchten, Lenhossék eine Leitungsthätigkeit der Dendriten, ausser ihrer nutritiven Funktion, an und steht somit in lebhaftem Kontrast zur italienischen Schule, welche auf die Anregung ihres Meisters Golgi die Rolle der Dendriten nur in der Ernährung der Nervenzellen sahen. Somit war es Golgi, der die Funktionen der zweierlei Nervenzellenfortsätze als grundverschieden auffasste, indem er mit der Leitung der Erregungen den Axon und dessen Collateralen, mit der Zellenernährung aber ausschliesslich die Dendriten betraute. Seine Argumentation zu Gunsten der nutritiven Aufgabe der Dendriten ist genugsam bekannt: Das Anheften von Dendriten an die Gefässwände wurde aber ausser seinen Schülern von keinem anderen Forscher constatirt. Und doch giebt es Gründe, die schlagendsten durch die Pathologie geliefert, welche die Ernährungsthätigkeit der Dendriten beweisen. Vor Allem sei eine morphologische Betrachtung vorangeschickt. Die Dendriten sind structurell mit dem Zellleib identische Theile der Nervenzelle, wodurch dieselben nur als die reichlich aufgefranzten Theile des Zellleibes erscheinen und somit eine ganz colossale Flächenvergrösserung der Nervenzelle bewirken. Hingegen erscheint der Axon dadurch, dass er in seiner feineren Structur so vom Zellleib wie von den Dendriten lebhaft absticht, als eine eigenthümliche Bildung der Nervenzelle. Ausser der Golgi'schen Imprägnation stellt in erster Reihe die Nissl'sche Färbung ein Verfahren dar, durch welches die auffallende structurelle Differenz der beiden Nervenzellenfortsätze überzeugend demonstrirt wird. Die so sehr charakteristischen chromatischen Körperchen des Zellleibes finden sich in typischer Weise auch in den Dendriten vor, während der Axon, wie ich dies als erster nachwies, die chromatischen Körner immer entbehrt, wodurch er als nur äusserst blass tingirter, vollkommen homogener Fortsatz, welcher aus einem gleichfalls homogenem Hügel des Zellleibes entspringt, erscheint. Fernerhin ist zu erwähnen, dass für die Dendriten keine Markhülle nachgewiesen ist. Stellt somit der Axon einen

durch histologische Details sich von den Dendriten scharf absetzender Fortsatz der Nervenzelle dar, wodurch schon allein eine funktionelle Differenz angedeutet wird, so giebt es anderseits Gründe aus der Pathologie der Nervenzelle, welche lebhaft für die nutritive Bedeutung des Zellleibes und der Dendriten sprechen. Mit Hülfe der Nissl'schen Strukturfärbungen ist es in zweifelloser Weise nachgewiesen, dass die ersten Spuren einer Structurauflösung bei den feinsten Ernährungsstörungen der Nervenzelle sich immer im Zellleib sowie in den Dendriten zeigen. Die Intoxicationsversuche mit Blei, Arsen, Antimon, Phosphor, Morphin, Brom, Nicotin, Antipyrin, welche Nissl, ich, Sarbó, Pándi und Vas anstellten, die experimentelle Ernährungsstörung des Rückenmarks durch die Ligatur der Bauchaorta, wie dies Sarbo that, die experimentelle acute Myelitis, welche Friedmann hervorrief, ferner eine Reihe von verschiedenen Untersuchungen zahlreicher Autoren, von denen Quervain, Lugaro, Juliusburger genannt seien, schliesslich Montis Angaben über die experimentelle Embolie des Gehirns: ergaben als übereinstimmendes Resultat, dass die pathologische Reaktion immer im Zellleib und den Dendriten zuerst auftrete. Wenn daher einerseits die nutritive Bedeutung des Zellleibes so sehr in's Auge springend ist, so wird anderseits über die mit dem Zellleib identischen Dendriten auch nicht anders gedacht werden können, denn es ist doch ein über alle Maassen wahrscheinlicher Satz, dass gewisse Funktionen an gewisse Structuren gebunden sind, mit anderen Worten, dass identische Structuren für identische Funktionen sprechen.

Während nun sämmtliche Forscher mit Golgi in der nutritiven Rolle der Dendriten übereinstimmen, so weichen sie, wie wir dies oben sahen, von ihm insoferne wesentlich ab, dass sie für die Dendriten eine cellulipetale Leitungsfähigkeit vindiciren, ja Bechterew betraut sie auch mit einer cellulifugalen Leitung, gleich dem Axon. Diese Thätigkeit der protoplasmatischen Fortsätze verficht am decidirtesten Cajal, dem sich van Gehuchten und Retzius bedingungslos, theilweise auch Lenhossék anschlossen, während der so umsichtige und kritische Kölliker mit Bezug auf das Rückenmark, all jene Thatsachen, welche für und gegen die nervöse Thätigkeit der Dendriten sprechen könnten, zusammenstellend, über die funktio-

nelle Bedeutung der Dendriten sich folgend äussert: „Ich bleibe für einmal bei dem oben geäusserten Ausspruche, dass die physiologischen Verhältnisse des Rückenmarkes genügend sich erklären, auch wenn man die Dendriten der Zellen der grauen Substanz nicht als leitende nervöse Apparate auffasst . . .“

Was nun meine eigene Ansicht in der aufgeworfenen Frage anbetrifft, so erlaube ich mir dieselbe in Folgenden zu resumiren. Für die Leitungsfähigkeit der Dendriten scheint meines Erachtens eine einzige Thatsache schlagend zu sprechen, u. z. die Structur der Glomeruli olfactorii.

In diesen sind bekannterweise Fortsätze aus zwei Quellen aufzufinden, u. z. die Endungen der Fila olfactoria einerseits und die Dendriten der Mitralzellen anderseits. Hier liegt das Kontaktverhältniss zwischen wahren Nervenendungen und Dendriten so äusserst nahe, dass die Annahme von cellulipetaler Leitung der Dendriten mehr als verführerisch, ja direkt zwingend erscheint. Nun aber wies zuerst Golgi, später Monti nach, dass der Bau der Glomeruli nicht so einfach sei, da in denselben ausser der Fila olfactoria und den Mitraldendriten noch die Enden centripetaler Fasern und rückläufige Collaterale der Axonen der kleinen Pinselzellen eindringen, wodurch die Uebertragung der Nervenerregung mit Vermeidung der Mitraldendriten ermöglicht erscheint. Meine eigenen, allerdings noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen über den Bulbus olfactorius des Hundes wiesen gleichfalls die Existenz feinster Fibrillen nach, welche, aus der Schicht der grossen Mitralzellen aufsteigend, in die Glomeruli eindringen, woselbst sie dichotomisch in allerfeinste Reiserchen zerfallen. Ich vermuthe, dass diese aufsteigenden Fibrillen, deren Darstellung die schwierigste Aufgabe der Imprägnationstechnik zu sein scheint, aus den Axonen der Mitralzellen entspringen; bestätigt sich dieselbe durch spätere Imprägnationen, so wird Köllikers Befürchtung, dass durch Montis „Auffassung die grossen Mitralzellen ganz in's Trockene kommen und jeder Bedeutung verlustig werden“ als unbegründet entfallen (l. c. pag. 720). Während nun der Bau der Glomeruli schlagend darthun sollte, dass eine Leitungsfähigkeit der Dendriten angenommen werden muss, da letztere in zwingendem Kontaktverhältnisse zu Endungen von Axonen zu stehen scheinen, haben wieder anderweitige Beobachtungen nachgewiesen, dass es

zahlreiche Stellen des Centralnervensystems giebt, wo die angenommene Leitungsthätigkeit der Dendriten einfach entfällt, aus dem Grunde, weil dort absolut keine Kontaktverhältnisse existiren. Ich erinnere nur an den marginalen Plexus der Dendriten im Rückenmarke und an die Spitzendendriten des Strat. granulosum fasciae dentatae.

Sind nun die localen Bauverhältnisse des Centralnervensystems für die supponirte Leitungsfähigkeit der Dendriten nicht durchwegs günstig, so ist es anderseits nicht einzusehen, warum die Dendriten in ihrer Structur so markant von den Axen sich unterscheiden sollen, wenn ihre Aufgabe dieselbe sein soll als die des letzteren, nämlich die Fortleitung von Nervenerregungen. Warum finden sich Dendriten nie in den vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln vor? In der Natur ist jede Einrichtung der ihr gestellten Aufgabe entsprechend gebaut. Es wird wohl daher nicht schwer sein einzusehen, dass die Fortpflanzung der Erregung ein Prozess ist, welcher schon an und für sich eine dieser Aufgabe angepasste Structur erfordert, welche insbesonders in dem, mit dem isolirenden Marke umhüllten Axon gegeben ist. Eine Leitung durch die Dendriten könnte ja schon aus dem Grunde nicht correct ablaufen, weil sie eine isolirende Scheide, ad normam Markhülle, entbehren, wodurch die Erregung unglaublich diffundiren könnte. Unter solchen Verhältnissen gäbe es keine isolirte Leitung und sit venia verbo, keine isolirte Wirkung.

Wenn wir auf den Grund der Auffassung über die cellulipetale Leitungsfähigkeit der Dendriten gehen, so ist es unschwer einzusehen, dass hierzu die Autoren von dem Gesichtspunkte der funktionellen Verknüpfung der Nervenzellen bestimmt wurden. Ganz abgesehen von dem oben erwähnten, äusserst verführerischen Exempel der Glomeruli olfactorii ist es gleichfalls leicht verständlich, wie Cajal z. B. bei der Hirnrinde die zur molecularen Schicht geströmten Erregungen durch die Federbüsche der corticalen Pyramiden aufgenommen wissen will, da zur Fortleitung der Erregungen die Apikaldendriten durch ihre lokale Anpassung wie geschaffen scheinen. Wohl bezeichnet schon Lenhossék diese Anschauungsweise etwas zu weitgehend und hebt sehr richtig hervor, dass, wäre das Anpassungsprinzip der funktionellen Verknüpfungen der einzig bestimmende Faktor, so käme das Nervensystem gewiss mit einfacheren Einrichtungen aus. Wozu

sind dann ausser den Glomulerusdendriten der Mitralzellen, ausser den Apikaldendriten der Grosshirnrinde noch zahlreiche Basal- und Lateraldendriten nothwendig? Warum, setze ich hinzu, soll gerade der Glomerulusdendrit eine so hohe funktionelle Bedeutung besitzen, während die genau so gebauten übrigen Dendriten der Mitralzelle ohne einen ähnlichen funktionellen Kontakt nur Luxusanhängseln gleichen würden? Durch Erwägung dieser und ähnlicher Gründe kam Lenhossék[1]) zur Ansicht, dass „das kausale Moment, das Bestimmende für den Typus der Dendriten nicht ausschliesslich in den Verhältnissen der funktionellen Verknüpfungen der Elemente unter sich liegt". Für mich ist es aber klar, dass die so reiche Verästelung der Dendriten, u. z. in jeder Richtung, jener hochwichtigen Aufgabe gerecht werden muss, welche ausschliesslich in der Ernährung der Nervenzellen besteht, also von Organen, welche wohl die verwickeltste, complexeste Thätigkeit aller Zellen entfalten. Zu dieser Ansicht bekenne ich mich umso decidirter, da der feinste Bau, sei es der Grosshirnrinde, sei es des Rückenmarks mit seinen Axonen und deren Collateraleinrichtungen zur mannigfachsten Neuronenverknüpfungen vollauf genügt. Bereits Waldeyer und Kölliker gaben Ausdruck jener Befürchtung, welche Verwickelungen in der Leitung entstehen müssten, wenn alle Fortsätze die Erregung zu leiten fähig wären. Wer eine gelungene Imprägnation von Axonen und deren Collateralen wie Fibrillen sei es aus der Hirnrinde, sei es aus dem Ammonshorn gesehen hat, wird gewiss nicht seine Bewunderung über die enorme Mannigfaltigkeit der Leitungswege, welche eben in den Collateralen und deren Fibrillen gegeben ist, unterdrückt haben. Wozu die bereits complizirten Verhältnisse durch die Annahme von leitungsfähigen Dendriten noch verwirrter zu gestalten? Es wäre nicht einzusehen, wie bei diesem Wirrwarr der Elemente gesetzmässige Wirkungen, i. e. Kontakte stattfinden könnten? Doch, wie soeben bemerkt, besitzen wir in den Collateralen und deren Fibrillen eine Einrichtung, welche den variabelsten Leitungsaufgaben vollkommen zu entsprechen vermögen; diese darzulegen sei mir nun gestattet.

Bekanntlich ist es ein Verdienst Golgis bewiesen zu

1) Der feinere Bau des Nervensystems etc. pag. 142.

haben, dass der Axon nicht unverzweigt bleibt, wie es noch das Schema Deiters' lehrte, sondern zahlreiche Seitenäste, die Collateralen abgiebt. Es wurde alsbald eine gesicherte Thatsache der Histologie der Grosshirnrinde, dass die Axone der grossen Pyramiden während ihres Verlaufes in der grauen Substanz eine Anzahl, ungefähr 8—10 Collateralen zumeist rechtwinklig abgeben, welche in gestreckt-horizontaler oder schiefer Richtung auf sehr langer Strecke verlaufen, und inzwischen dichotomisch sich verzweigen. Die dadurch entstandenen Fibrillen haben eine schiefaufwärts gerichtete Tendenz, so dass solche Fibrillen manchmal auch die moleculare Schicht erreichen. Reichliche Collateralen an Martinottischen Zellen mit aufsteigenden Axonen entdeckt zu haben ist ein Verdienst Köllikers, welche, wie bekannt, zumeist als rückläufige Fäserchen die tiefsten Schichte der Hirnrinde erreichen. Ebenso sind durch vorliegende Arbeit recurrirende Collateralen mit zahlreichen Fibrillen, welche in der molecularen Schicht sich verbreiten, an den oberflächlichen polymorphen Zellen nachgewiesen. Somit giebt es kein Rindenelement, welches nicht Collateralen besitzen möchte, denn es sei hier bemerkt, dass nicht nur Cajal sondern auch ich im Gegensatze zu Kölliker an den Axonen der kleinen Pyramiden Seitenäste sahen. Ueberblicken wir nun vom allgemeinen Standtpunkte die Verlaufsverhältnisse der Rindencollateralen, so fällt folgender Umstand sofort auf. Die mittlere Schicht der Hirnrinde, die Pyramiden entsenden der Regel nach starke, horizontal verlaufende Collateralen (s. Taf. XXIV), obschon jene kürzeren Seitenäste, welche nahe zum Zellenkörper entspringen, etwas aufwärts streben. Die Martinottischen Zellen der tiefsten und mittleren Rindenschicht, deren Axon in aufsteigender Richtung verlaufend sich in der molecularen Schicht verzweigt, senden nach Köllikers Entdeckung rückläufige, absteigende Collaterale. Die oberflächlichen polymorphen Nervenzellen schicken wieder rückläufige aufsteigende Collaterale sammt deren Fibrillen in die moleculare Schicht, während der absteigende Axon dieser Zellen theils in der Schicht der Pyramiden, theils in der Lage der tiefen polymorphen Elemente endet. Es ist wohl nicht zu verkennen die Einrichtung, dass die intracorticale Ausbreitung aufweisende Nervenzellen mit *aufsteigendem* Axon *absteigende* Collateralen besitzen, während die

Nervenzellen mit *absteigendem* Axon *aufsteigende* Collaterale entsenden. Der Sinn derartiger Collateralen-Verhältnisse kann nur darin bestehen, funktionelle Verknüpfungen zu bewirken, da es doch zweifellos ist, dass die Collateralen ebenso wie die Axonen Leitungswege darstellen.

Die Leitungsfähigkeit des Axons ist doch eine experimentelle Thatsache, ebenso wie es sicher ist, dass dem Axon kein spezifisches Prinzip innewohnt. Die einzige Aufgabe des Axons ist die Leitung ohne Rücksicht auf die Richtung, da doch wohl bekannt ist, dass jede Nervenfaser künstlich gereizt nach beiden Richtungen, d. h. so cellulifugal wie cellupetal leitet. Nachdem aber die Collateralen mit den Axonen vollkommen identische Gebilde sind, so ist auch kein einziger rationeller Grund dagegen anzuführen, dass auch die Collaterale die Erregungen in beiden Richtungen nicht leiten könnten. Schon die physiologische Erfahrung widerspricht der apodiktisch ausgedrückten Ansicht Köllikers, dass die Leitungsrichtung der Axonen und Collateralen ausschliesslich cellulifugal sei. Nun giebt es anatomische Einrichtungen, welche direkt darauf hinweisen, dass die Collateralen, oder besser gesagt, gewisse Collateralen cellulipetal leiten, somit Receptionsorgane darstellen. Ich betrachte es als ein grosses Verdienst Lenhossék's, dass er die Frage über die cellulipetale Leitungsrichtung der Collateralen als erster in seinem gedankreichen Werke: „Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, 1895“ aufwarf. Auf diese Möglichkeit weist folgende frappante Beobachtung Lenhosséks unzweideutig hin. Bei einem fast reifen Kaninchenfötus entsendeten die Axone der Vorderwurzel feine Seitenfibrillen, welche die motorischen Zellgruppen nicht gleichmässig durchflochten, sondern an der vorderen Grenze des Vorderhorns sich zu einem dichten Plexus ausbreiteten. Nun sah L. an dem Rückenmarke der Maus (also an einem dem Kaninchen nahe verwandten Nagethiere) Hinterwurzel-Collaterale, welche, die Vorderhornzellen meridianartig durchziehend, am vorderen Rande des Vorderhorns plötzlich in die Querrichtung umbogen, woselbst sie, in mehrere Zweige aufgelöst, mit dem oben erwähnten marginalen Plexus sich verfilzten. Mit anderen Worten: zwischen den Endausbreitungen der Reflexcollateralen und den Collateralen der Vorderwurzelaxonen entstehen an dem vorderen Rande des

Vorderhorns die günstigsten Contactverhältnisse, dort, wo der durch die eben erwähnten beiden Componenten gebildete marginale Plexus zu Stande kommt. Diese anatomische Einrichtung kann offenbar nur dem Zwecke dienen, dass die durch die Reflexcollateralen gelieferte Erregung durch Vermittelung der Vorderwurzelcollateralen auf die motorische Bahn übertragen werde, somit müssen die Collateralen der Vorderwurzelaxonen receptiver Natur sein. Gestärkt wird diese Auffassung nach Kölliker durch den Umstand, dass die unipolaren motorischen Nervenzellen der Crustaceen und Anneliden in die graue Substanz reichliche Collateralen senden, welche auch nach Cajal und Retzius nicht anders als cellulipetale Leiter aufzufassen sind. Ebenso scheint nach Lenhossék das Verhalten der Collateralen an den Purkinje'schen Zellen und den Pyramidenzellen der Grosshirnrinde eher für als gegen die oben angeführte Vermuthung zu sprechen. Letztere zu bestärken sind meine eigenen Beobachtungen geradezu geeignet. Die rückläufigen aufsteigenden Collateralen. wie Fibrillen der oberflächlichen polymorphen Nervenzellen treten in der molecularen Schicht gerade mit jenen Axonendungen in Kontakt, welche Erregungen von verschiedenen und tieferen Gegenden des Grosshirns zur Rindenoberfläche bringen; es sind dies die Cajal'schen Schleifenfasern, die Associationsfasern und die Balkenfasern, sowie die aufsteigenden Axone der Martinottischen Zellen. Somit können die rückläufigen Collateralen in günstigster Weise Erregungen aufnehmen. Anderen Sinn den rückläufigen Collateralen der oberflächlichen polymorphen Zellen beizulegen ist unmöglich, da doch ihr in die tieferen Schichten der Hirnrinde absteigender Axon dazu beschaffen scheint, die von der molecularen Schicht erhaltenen Erregungen in tiefere Rindenlagen zu übertragen, was nur dann geschehen kann, wenn der Axon Erregungen erhalten hat. Diese Erregungen erhält der Axon durch die rückläufigen Collateralen; denn wozu würde der Axon solche Seitenäste in die moleculare Schicht senden, wenn er durch seine Dendriten, welche gleichfalls zur Rindenoberfläche gelangen, Erregungen erhalten könnte?

Diese Daten sprechen meines Erachtens beredt dafür, dass die Collateralen auch receptiver Natur sein können, und nachdem die hierzu nothwendige anatomische Einrichtung nicht nur

im Rückenmarke, sondern auch in der Grosshirnrinde, im Ammonshorn (s. die von mir entdeckten aufsteigenden Collateralen der Pyramiden), in der Kleinhirnrinde sicher und allem Anschein nach auch im Bulbus olfacorius vorkommen, so folgere ich gewiss mit Recht, dass in den rückläufigen Collateralen ein allgemeines und bedeutsames Prinzip zum Ausdruck gelangt. Indem ich nun prononcirter als Lenhossék für die cellulipetale Leitung der Collaterale einstehe, so will ich durch dieses Verhalten nicht im Geringsten die Richtigkeit der von Cajal und Kölliker betonten cellulifugalen Leitungsrichtung der Collaterale bezweifeln. Jawohl, die Collateralen leiten theilweise, ebenso wie die Axone durchwegs die Erregung in cellulifugaler Richtung; in jenem Falle aber, wenn die Collateralfibrillen an einem solchen Punkt des Nervensystems ihr Ende finden, wo sie Erregungen nur aufnehmen können und nicht abladen, so sind sie als cellulipetale Leiter anzusehen, wie ich dies oben nachzuweisen mich bestrebte. Somit sind bei der Entscheidung jener Frage, ob gewisse Collaterale cellulipetal oder cellulifugal leiten, die localen Verhältnisse maassgebend. Ich stimme daher mit Lenhossék überein, wenn er sagt: „Ich komme also nach alldem zu der Vermuthung, dass man dem Nebenästchen des Axons nicht durchgehend dieselbe funktionelle Bedeutung beilegen darf; diejenigen der ersten Strecke (Golgi'sche Fibrillen) scheinen in Bezug auf ihre physiologische Rolle eigentlich mit den Dendriten in eine Kategorie zu gehören, indem sie an der Aufnahme der Reize betheiligt sind, erst die späteren, die echten Cajalschen Collateralen besitzen die Bedeutung von reizabgebenden Apparaten, gleich dem verzweigten Endstücke des Nervenfortsatzes (l. c. pag. 134).

Die soeben entwickelte Ansicht, dass nämlich die Collateralen nicht ausnahmslos cellulifugale Leiter sind, giebt meines Erachtens eine leichte und vollkommen zufriedenstellende Erklärung der Axonverhältnisse der spinalen Ganglien. Es ist wohl bekannt, dass der gegenwärtigen Ansicht gemäss der Axon der Erregungsleiter, das Endbäumchen die Reizabgabe-Vorrichtung sei, woraus folgt, dass in den Axonen die Erregung immer in cellulifugaler Richtung sich fortpflanze. Der T-förmige Axon der spinalen Ganglienzelle giebt wie bekannt einen centralen,

ins Rückenmark eindringenden und einen zur Peripherie (Haut, Schleimhaut) verlaufenden Ast ab. Im obigen Sinne ist nun die Funktion des peripheren Axons der spinalen Ganglienzelle unverständlich, weil letzterer in Wirklichkeit nicht cellulifugal sondern umgekehrt cellulipetal leitet. Diesen auffallenden Widerspruch wollten einige Autoren dadurch bekämpfen, dass sie den peripheren Axon als ehemaligen Dendritfortsatz auffassten, aus welchem sich mit der Zeit eine mehr neuraxische Bildung entwickelt hätte, wodurch dann die cellulipetale Leitungsrichtung plausibel gemacht sein sollte. Lenhossék wollte nun die soeben angeführten Verhältnisse der spinalen Ganglien onto- und phylogenetisch beleuchten, indem er das Nervensystem des Lumbricus untersuchte. Bei diesem Wurm fand er in dessen Epidermis sensoriale Nervenzellen, welche ausser geringfügigen Dendriten noch einen Axon aus sich gegen das Bauchmark senden, wo dieser genau so wie der centrale Axon der spinalen Ganglienzelle in einen auf- und absteigenden Ast sich spaltet. Lenhossék betrachtet nun diese in der Epidermis liegenden Nervenzellen als den spinalen Ganglien entsprechende Gebilde, welche bei den höheren Thieren aus dem Integument tiefer, dem Rückenmarke immer mehr zugerückt würden, bis endlich beim Menschen dieselben in die Intervertebrallöcher gelängen. Diese Verschiebung aber macht die Entstehung eines neuen Fortsatzes nothwendig, welcher die Verbindung zwischen Spinalganglion und Peripherie bewerkstellige; so geschah es nun, dass der Zellleib sich fadenförmig verlängerte und diese Bildung ist der periphere Axon der spinalen Ganglienzelle, welche successive den Charakter eines Axons annehmen würde. Somit ist der periphere Axon eine secundäre Bildung im Vergleich mit dem centralen Axon, welcher eine primäre Erscheinung repräsentirt.

Diese geistreiche Erklärung Lenhossék's löst aber immerhin nicht das Problem, dass ein in jeder Beziehung mit den Eigenheiten eines Axons übereinstimmender Fortsatz in cellulipetaler Richtung leite. Denn dass der periphere Axon der spinalen Ganglienzelle ein ehemaliger Dendritfortsatz sei, ist wohl nichts mehr als eine einfache Hypothese, denn es ist absolut nicht einzusehen, warum der periphere Fortsatz seine Dendritenstructur aufgeben soll; ebenso sind Lenhossék's folgende Worte: „Diese Verbindung (nämlich zwischen der spinalen

Ganglienzelle und Peripherie) wird ermöglicht, indem sich der Zellkörper selbst mehr zu einer fadenförmigen Bildung umgestaltet, die, ursprünglich ein Zellbestandtheil, bald den Charakter einer Nervenfaser annimmt" nichts Anderes, als eine äusserst suggestive Formulirung. Lenhosséks schöne Untersuchungen haben meines Erachtens nur die Bedeutung der spinalen Ganglien selbst vollkommen klargelegt, doch nicht jene des peripheren Axons. Denn die ausschliessliche Axon-Natur dieses Fortsatzes beweist schlagend allein jener Umstand, dass er mit dem centralen Axon zusammen aus dem T-Axon der spinalen Ganglienzellen entspringt und sämmtliche sowohl morphologische wie physiologische Attribute eines Axons besitzt.

Die zur Funktion des peripheren Axons nöthige Erklärung ist aber meiner Ansicht nach äusserst leicht, förmlich zwanglos zu finden, wenn wir uns zur Annahme bekennen, dass die Collateralen auch in cellulipetaler Richtung leiten können. Nachdem gerade vom anatomischen Standpunkte der periphere Axon eine secundäre Bildung repräsentirt, so lässt sich wohl nichts gegen die Annahme anführen, diesen als einen Collateralast des Stammaxons der spinalen Ganglienzelle zu betrachten, welcher aus dem einfachen Grund ein stärkeres Kaliber besitzt als der primäre centrale Axon, weil er einen bedeutend längeren Weg zu hinterlegen hat als letzterer. Somit stellt der periphere Axon der spinalen Ganglienzelle einen solchen Collateralast dar, welcher die Erregung von der Peripherie her in cellulipetaler Richtung leitet. Es entfällt somit von selbst die gezwungene Annahme eines ehemaligen Dendritenfortsatzes und dessen räthselhafte Umgestaltung in einen Axon.

Indem ich oben gewissen, zumeist nahe zur resp. unmittelbar bei der Nervenzelle entspringenden Collateralen eine cellulipetale Leitungsrichtung vindicire, so fragt es sich, ob die in den Axon eingeströmte Erregung in die Nervenzelle eindringe oder ob jene umgehend ihren Weg im Axon weiter fortsetze? Hier sind naturgemäss nur Vermuthungen am Platz. Lenhossék meint, dass diese cellulipetal leitenden Collateralen besonders bei den Reflexvorgängen von Bedeutung seien und somit ist es nicht unmöglich, dass die Erregung aus den Collateralen unmittelbar im Axon cellulifugal weiter verlaufe. Sicherlich

schwebten Lenhossék bei diesem Ausspruche die Reflexverhältnisse des Rückenmarks vor, da er doch seine Ansicht über die cellulipetale Leitung gewisser Collateralen an Rückenmarkspräparaten gewann. Doch wenn wir anderseits die hohe Bedeutung in Betracht ziehen, welche die Nervenzelle für die Nervenerregung besitzt, welche möglicherweise in einer Attraktion der einströmenden und in einer direktiven Funktion der abströmenden Erregungen bestehen könnte, so wird immerhin der Gedanke nahe liegender sein, dass die aus den Collateralen einströmende Erregung immer und bevor die Nervenzelle passire.

Wenn ich oben behauptete, dass der Axon eine einfache Leitungsvorrichtung sei, welche dazu geschaffen ist, die Erregung ohne Rücksicht auf die Richtung zu leiten, so wollte dieser Ausspruch nur den thatsächlichen experimentellen Daten gerecht werden. Ich bezweifle ebenso wenig als Kölliker jene Thätigkeit des Axons, welche in einer cellulifugalen Leitung besteht, sicherlich nicht in Bezug auf Nervenzellen Deiters'schen Typus also mit langem Axon (Pyramidenzelle, motor. Rückenmarkszelle). Immerhin schwieriger gestaltet sich die Interpretation bei den Nervenzellen von Golgis Typus, da es keinen individuellen Axon giebt; hier kann möglicherweise die Erregung aus der Zelle einen beliebigen Axonzweig benützen.

Zum Ende meiner funktionellen Betrachtungen angelangt, betone ich nochmals, dass die Annahme der Dendriten als cellulipetale Leiter unerwiesen ist, dass die Thätigkeit letzterer in der hochwichtigen Aufgabe als Nutritionsorgane der Nervenzelle erschöpft ist und endlich dass wir in den Collateralen eine Einrichtung besitzen, welche den complizirtesten Leitungsverhältnissen zu dienen vermag. Ich gestatte mir nochmals hervorzuheben, dass bezüglich der Funktion der Nervenzellenfortsätze nur zwei Umstände als erwiesen zu betrachten sind: 1. Die Leitungsthätigkeit der Axone und Collateralen, worauf die experimentellen Daten zweifellos hinweisen, und 2. die nutritive Bedeutung der Dendriten, welche die Pathologie der Nervenzelle (Nissls Verfahren) klar gelegt hat. Dies sind Thatsachen; die cellulipetale Leitungsfähigkeit der Dendriten ist eine einfache Conjectur, welche absolut kein einwandsfreies Faktum unterstützt. Somit fasse ich meine Auseinandersetzungen in folgenden Thesen zusammen:

1. Die Nervenerregung wird immer nur durch

den Axon und deren Collateralen geleitet, während die Dendriten nur Nutritionsorgane der Nervenzellen sind.

2. Die Erregung *aus* der Zelle wird durch den Axon geleitet, während dieselbe *zur* Zelle durch jene Collaterale geführt wird, welche vermöge ihrer Contaktverhältnisse als Rezeptionsorgane fungiren können.

Zu diesen Sätzen wäre noch hinzufügen, dass die Uebergabe der Erregung immer nur von nackten Axonen geschehen kann. Bei diesem Punkte sei auf jene Differenz aufmerksam gemacht, welche zwischen der Leitung und Uebertragung der Erregung besteht. Die Leitungsapparate, die Axone, sind markhaltig, ebenso die Collaterale der grossen Pyramiden, wie dies Helds Untersuchungen nachwiesen; an dem Punkte, wo die Uebertragung der Erregung stattfindet oder schon nahe dazu, hört die isolirende Markhülle auf denn diese würde den Contakt unmöglich machen. Bar jeden Markes sind die sehr verdünnten Endtheile der Collateralen und wahrscheinlich alle Fibrillen, welche bereits in dieser marklosen Länge als solche Endapparate zu betrachten sind, welche nicht an einem Punkt, sondern in einer Punktreihe zur Uebertragung resp. Uebernahme der Nervenerregung fähig sind.

Gestützt auf obiger Erkenntniss, erlaube ich mir schliesslich den muthmaasslichen intracorticalen Neuronenmechanismus zu construiren. Hierbei hebe ich zwei Punkte hervor:

1. Ein gewisser Punkt der Hirnrinde empfängt Reize durch die Associations- und Balkenfasern sowie durch die centripetalen sensorischen Fasern (aus der Schleife). 2. Es erleidet wohl keinen Zweifel, dass die, durch die Hirnrinde aufgearbeitete Erregung entlang der Pyramidenaxone zu tieferen Hirntheile caudalwärts sich fortpflanzt. Somit ist in dem Wirkungsmechanismus der Hirnrinde vor Allem festzustellen, welche Einrichtung die zur Rinde strömende Erregung hierher liefert. Wie durch Cajals und Köllikers Untersuchungen bekannt ist, streben alle Fasern, welche Erregungen bringen, zur Rindenoberfläche, zur molecularen Schicht. Diese Stelle ist als der Rendezvous-Platz sämmtlicher Erregungen zu betrachten, welche hierher theils direkt, theils indirekt gelangen. Die Associations- und

Reflex-(Schleifen-)fasern führen als direkte Leitungen die Impulse zur molecularen Lage, während die Martinottischen Zellen vermöge ihrer absteigenden Collateralen Erregungen von den Collateralen der weissen Substanz sowie aus den subcorticalen Ganglien zu ihrem aufsteigenden Axon führen, welcher durch seine oberflächliche Ausdehnung die Erregungen auch zur molecularen Schicht leitet: diese Leitung erscheint somit als unterbrochener, indirekter Weg. Zur Uebernahme der zur Rindenoberfläche angelangten Erregungen und zur Weiterleitung zu tieferen Schichten dienen meiner Ansicht nach die Axone sammt Collateralen meiner oberflächlichen polymorphen Nervenzellen. Die rückläufigen Collateralen dieser Elemente empfangen in der molecularen Schicht die hierher geleiteten Erregungen, führen dieselben dann entlang ihrer absteigenden Axone zur Schicht der kleinen und mittleren Pyramiden, falls die Axone mittellang sind, aber auch zu den tiefst gelegenen Riesen-Pyramiden, falls die Axone lang sind. Die Uebernahme der Erregung seitens der Pyramiden dürfte durch die kürzeren, etwas rückläufigen Collateralen ihrer Axone geschehen, welche nahe zur Nervenzelle entspringen. Zur Flächenausbreitung der Pyramidenerregung mögen die Cajalschen langgestreckten, horizontalen Collateralen dienen, denen daher eine cellulifugale Leitungsrichtung zukäme. Im Mechanismus der Hirnrinde scheinen gleich den pluripolaren Elementen der molecularen Schicht auch jene oberflächlichen polymorphen Nervenzellen eine bedeutende Rolle zu spielen, welche dem Typus einer Golgischen Zelle entsprechend mit ihrem und Axon dessen Collateralen sowie Fibrillen nur in der Schicht der oberflächlichen polymorphen und der pluripolaren Zellen sich verzweigen, daher in der oberflächlichsten Rindenschicht sich befinden. Es sind dies sicherlich Associationszellen, welche die Erregungen der molecularen Lage der Rindenoberfläche entlang leiten, somit zur Flächenausdehnung der Impulse dienen. Es erscheint immerhin als eine charakteristische Einrichtung der Hirnrinde, dass dieselbe eigentlich in allen Lagen Golgische Associationszellen besitzt: jene der tiefen und mittleren Schicht sind bereits längs bekannt, wozu noch die soeben von mir beschriebenen Nervenzellen der oberflächlichen polymorphen Nervenzellen mit sich aufzweigendem Axon und mit doppeltem Axon gekommen sind. Hervorheben möchte ich aber immerhin,

dass es eben in dieser oberflächlichen Lage der polymorphen Zellen Exemplare giebt, deren aufzweigender Axon sich überraschend schnell erschöpft, daher seine Ausdehnung im Verhältnisse zu den Golgi'schen Zellen der tieferen Hirnschichten (s. Taf. XXIV *G*) als beschränkt bezeichnet werden muss (s. Taf. XXIV, Fig. 2, und Taf. XXV, Fig. 1 *b*, *c*).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV u. XXV.

Tafel XXIV.

C = Cajal'sche pluripolare Nervenzelle.
1—6 = oberflächliche polymorphe Nervenzellen.
p = kleine Pyramidenzelle.
P = mittelgrosse und Riesenpyramiden.
G = Golgische Nervenzelle.
CF = Cajalsche Reflexfaser aus dem Windungsmarke.
WM = Windungsmark. — *a* = Stratum moleculare; *b* = Schicht der oberflächlichen polymorphen Nervenzellen; *c* = Schicht der Pyramiden; *d* = Schicht der tiefen polymorphen Nervenzellen.

Tafel XXV.

Fig. 1. *a*—*c* Oberflächliche polymorphe Nervenzellen mit kurzen Axonen, wovon *a* = mit zweifachem Axon.
Fig. 2. Oberflächliche polymorphe Nervenzelle mit recurrirenden, aufsteigenden Collateralen.
Fig. 3. Dasselbe mit mehreren aufsteigenden Collateralen.
Fig. 4. Dasselbe.

Allgemeine Bezeichnungen:

A = Axon, *c* = Collaterale, *f* = Fibrillen, c^1 = aufsteigende Collaterale.

(Aus dem anatomischen Institut in Kiel.)

Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen.

Von

Dr. **Friedrich Meves.**

Hierzu Tafel XXVI.

In einer soeben in diesem Archiv erschienenen Arbeit beschreibt Korschelt[1]), dass in den stark verzweigten Kernen der Spinndrüsen von Raupen ausser einem groben Chromatingerüst eine feine Körnelung zu beobachten ist; letztere ist bereits in den lebenden Kernen nachweisbar, lässt sich bei Anwendung der gebräuchlichen Methoden fixiren und erweist nach Korschelt durch andersartige Färbung eine vom Chromatin abweichende Beschaffenheit.

Die Beobachtungen am lebenden Objekt wurden hauptsächlich an Spinndrüsen der Raupen von Pieris brassicae, ausserdem an denen von Pieris rapae, Mamestra brassicae, Gastropacha rubi und Spilosoma fuliginosa angestellt. Zur Untersuchung von fixirtem Material wurde noch eine Anzahl anderer Raupen herangezogen.

Bereits am lebenden Objekt stellte Korschelt fest, dass das Chromatin in den Kernen dieser Drüsen im Allgemeinen in Form grösserer Elemente, der von ihm sogenannten Macrosomen, auftritt, welche eine rundliche oder unregelmässig eckige oder auch spindelförmige Gestalt und in vielen Kernen ziemlich die gleiche Grösse zeigen. Zwischen ihnen und von ihren zugespitzten Enden ausgehend sieht man feinere oder gröbere Fäden verlaufen. Von diesen Fäden ist jedoch in manchen Kernen wenig oder gar nichts zu bemerken, sodass dann die Macrosomen ähnlich wie Körner in die feine Granulirung des Kernes eingelagert sind.

1) E. Korschelt, Ueber die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, 1896.

Während aber die Macrosomen in einzelnen Abschnitten der Kerne (Enden der Kernverzweigungen) zurücktreten und sogar ganz in den Kernen fehlen können, lässt sich die feinkörnige Struktur des Kerninhalts stets nachweisen, sodass die Microsomen jedenfalls einen wesentlichen Bestandtheil des Kernes bilden.

Diese am lebenden Objekt gewonnenen Resultate fand Korschelt am konservirten nach Fixirung in Alkohol, Sublimat, Flemming'schem und Hermann'schem Gemisch und Pikrinessigsäure und bei Färbung mit Eisenhämatoxylin, Flemming-scher Dreifachbehandlung, Biondi'scher Lösung, Bordeaux R und Thionin völlig bestätigt. „Die Macrosomen zeigen mit den meisten Farbstoffen ein stärkeres, die Microsomen ein schwächeres Färbungsvermögen, doch sind die Beziehungen zu verschiedenen Farbstoffen differente." Die Fäden, welche im Leben zwischen den Macrosomen so häufig vorhanden sind, sind an den gefärbten Präparaten nicht wahrnehmbar.

Was das Wesen der feinen aus den Microsomen bestehenden Körnelung anlangt, so ist sie nach Korschelt mit den auch in andern Kernen neben dem Chromatingerüst von Carnoy, Altmann, M. Heidenhain, Reinke, Schloter u. A. aufgefundenen Körnerbildungen vergleichbar. Korschelt's zuerst am lebenden Kern erhobene Befunde würden demnach, wenn ihre Deutung richtig ist, wahrscheinlich machen, dass auch die von den genannten Autoren beschriebenen Strukturen des Kernsaftes wirklich präformirt vorhanden und nicht, wie vielfach angenommen wird, durch Reagentienwirkung erzeugt sind.

Bei einer Nachuntersuchung der Korschelt'schen Befunde an den Raupen von Pieris brassicae, Pieris rapae, Mamestra brassicae und Phalera bucephala bin ich nun aber hinsichtlich der Natur der geformten Bestandtheile der Spinndrüsenkerne zu einer von derjenigen Korschelt's abweichenden Auffassung gelangt; dass nämlich die Microsomen dem Chromatin oder Nuclein, die Macrosomen dagegen Nucleolen entsprechen. Dieses Resultat hat sich mir auf Grund folgender Beobachtungen ergeben.

Zusatz von destillirtem Wasser zu den frischen Drüsen bringt die Microsomen rasch völlig zum Verschwinden; die Macrosomen dagegen werden in dem hell gewordenen Kernraum mit vermehrter Deutlichkeit sichtbar.

Bei Behandlung mit Osmiumsäure (Untersuchung an Schnitten)

treten die Macrosomen als dunkel gefärbte Körperchen scharf begrenzt hervor, während die Microsomen so sehr verblassen, dass sie entweder gar nicht oder nur eben isolirt erkennbar sind (Fig. 1).

Microsomen und Macrosomen der Spinndrüsenkerne weisen also ein gleiches Verhalten auf, wie es Nuclein einerseits und Nucleolensubstanz (Pyrenin) andrerseits bei Einwirkung von destillirtem Wasser und Osmiumsäure zeigen.

Für eine Identität der Microsomen mit dem Nuclein, der Macrosomen mit dem Pyrenin sprechen ferner folgende Färbungsresultate. Es ist bekannt (Carnoy, E. Zacharias), dass saure Farbstofflösungen (essigsaures Methylgrün, Essigkarmin) das Nuclein sehr intensiv tingiren, die Nucleolen dagegen fast ungefärbt lassen; während bei Anwendung ammoniakalischer Farbstofflösungen die Nucleolen sehr stark, die Nucleinsubstanzen dagegen schwächer tingirt werden.

Behandelt man nun frische Spinndrüsen mit essigsaurem Methylgrün, zieht darauf mit 2 bis 3%iger Essigsäure aus und untersucht in Glycerin, so zeigen sich nur die Microsomen stark gefärbt, während die Macrosomen blass geblieben sind; dasselbe ist der Fall, wenn man essigsaures Karmin nach Schneider anwendet. Besonders klare Bilder erhält man, wenn man aufgeklebte Schnitte (nach Fixirung in Sublimat oder Alkohol) mit den genannten Farbstoffen behandelt und in Kanadabalsam aufstellt. Fig. 2 zeigt einen Schnitt durch einen Kernast, welcher mit essigsaurem Karmin nach Schneider gefärbt ist.

Tingirt man dagegen solche aufgeklebten Schnitte mit ammoniakalischem Karmin nach Gerlach, so treten die Macrosomen stark roth in den übrigens schwächer gefärbten Kernen hervor.

Es ist ferner bekannt, dass bei gleichzeitiger oder successiver Anwendung gewisser Farbstoffe die Nucleolen sich anders färben als das Nuclein des Chromatingerüstes. Ich habe verschiedene derartige Doppelfärbungen, hauptsächlich nach Sublimatfixirung, in Anwendung gebracht. Bei Färbung mit Hämatoxylin-Eosin oder mit Hämatoxylin-Orange erhalte ich die Microsomen blau gefärbt; die Macrosomen dagegen nehmen die Farbe des Eosin bezw. des Orange an (Fig. 3, 4). Bei Anwendung von Methylgrün-Eosin werden die Microsomen grün, die Macrosomen eosin-roth gefärbt. Ebenso tingiren sich in Biondi'scher Lösung

(Färbung nach der Vorschrift von M. Heidenhain) die Microsomen grün, während die Macrosomen intensiv rubinroth werden (Fig. 5, 6).

Diese letztere Färbung mit Biondi'scher Lösung ist auch von Korschelt in Anwendung gebracht worden; jedoch mit entgegengesetztem Resultat, insofern Korschelt die gröbern Kerntheile grün, die feinern dagegen roth gefärbt erhalten hat (vergl. seine Figur 34, Taf. XXVIII).

Diese Verschiedenheit der Färbungsresultate erklärt sich, wenigstens theilweise, wohl daher, dass Korschelt einen bedeutend stärkern Zusatz von Methylgrün zu dem Biondi'schen Farbgemisch gewählt hat. Korschelt beschreibt, dass beim Ausziehen der stark überfärbten Schnitte auch dann noch immer grosse Vorsicht und rasche Behandlung nöthig sei, „um die Chromatintheile gefärbt zu erhalten". Zunächst sei der ganze Kern grün gefärbt; beim Ausziehen gäbe dann zuerst die Körnelung die grüne Farbe ab, während diese von den Macrosomen festgehalten würde; zöge man nun noch weiter aus, so zeigten sowohl die Macrosomen wie auch die feine Körnelung die rothe Farbe.

Ich habe die Färbung mit Biondi'scher Lösung (ohne weiteren Zusatz von Methylgrün) nach der Vorschrift von M. Heidenhain ausgeführt und dabei, wie gesagt, stets die Microsomen grün bez. grünblau, die Macrosomen dagegen roth gefärbt erhalten. Und zwar war die Färbung der Kerntheile die gleiche, einerlei, ob ich die Präparate nach flüchtigem Abspülen in Wasser oder verdünnter Essigsäure sofort in Kanadabalsam aufstellte oder ob ich vorher noch längere Zeit (selbst stundenlang) in verdünnter Essigsäure auszog; nur in der Intensität der Färbung traten bei längerem Ausziehen Aenderungen ein.

An Material, das theils mit Sublimat, theils mit Flemming-schem oder Hermann'schem Gemisch fixirt war, habe ich schliesslich noch nach dem Vorgang von Korschelt die Flemming'sche Dreifachbehandlung in Anwendung gebracht. Bei schwachem Ausziehen erhalte ich, wie auch Korschelt, sowohl Microsomen wie Macrosomen violett gefärbt. Bei weiterem Ausziehen ereignet es sich nun an Schnitten von Drüsen, die mit Osmiumgemischen fixirt sind, häufig, dass die Safranin-Gentianafarbe zuerst aus den Microsomen ausgezogen wird; sie

nehmen statt dessen Orangeton an, während die Macrosomen violett gefärbt bleiben. Es erklärt sich dies daraus, dass Safranin-Gentiana, wie bekannt, an Osmiumgemisch-Präparaten von den Nucleolen sehr zähe festgehalten wird.

Dagegen gelingt es mir leicht an Sublimatmaterial und, wenn ich sehr vorsichtig in Orangealkohol ausziehe, auch an solchem, welches in Osmiumgemischen fixirt ist, die Macrosomen orange bis braun gefärbt zu erhalten, während die Microsomen noch violett tingiert sind. Eine derartige Färbung hat auch Korschelt erhalten und in seiner Fig. 31 (Taf. XXVIII) abgebildet.

Korschelt selbst äussert bezüglich dieses Resultats der Dreifachbehandlung, dass er „etwas erstaunt war, eine derartige Chromatinfärbung zu erhalten". „Ich erwartete," schreibt er, „von dem sauren Orangefarbstoff keine Einwirkung auf das eigentliche Chromatin (d. h. also die Macrosomen). Zunächst glaubte ich, irgendwelche andere Stoffe im Kern derartig gefärbt vor mir zu haben, doch liess die beständige Wiederkehr dieser geformten Bestandtheile keinen Zweifel darüber, dass man es mit denselben Dingen zu thun hat, welche ich bei Behandlung mit anderen Farbstoffen als Chromatintheile des Kerns erhielt."

Nun ist aber dieses letztere Färbungsergebniss durchaus nicht merkwürdig, wenn wir es mit den andern, vorher beschriebenen vergleichen. Aus diesen ergiebt sich nämlich mit Sicherheit, dass wir, wie ich behauptet habe, in den Microsomen das Nuclein der Kerne, in den Macrosomen dagegen Nucleolen vor uns haben. Im gleichen Sinn spricht auch das zuletzt mitgetheilte Resultat der Dreifachbehandlung. — Ich möchte daher von der Struktur der Spinndrüsenkerne folgende Beschreibung geben.

Die Kerne der Spinndrüsen der Raupen sind ausserordentlich reich an Chromatin. Dieses ist in Form kleiner, fast durchweg gleichgrosser Körner (der Microsomen Korschelt's) vorhanden; ausnahmsweise kommen auch grössere Ansammlungen von Chromatin in Form von Klumpen vor.

Ausserdem enthalten die Kerne eine meistens ausserordentlich hohe Zahl von Nucleolen (häufig bis zu mehreren hundert). Mit Bezug auf Form, Grösse, Vertheilung derselben verweise ich

auf die von Korschelt betreffs der Macrosomen gegebene ausführliche Beschreibung und auf Korschelt's und meine Abbildungen. Dass die Nucleolen in den Spinndrüsenkernen häufig in unregelmässig eckiger und spindel- oder stäbchenförmig in die Länge gezogener Gestalt (Fig. 6) auftreten, muss als eine Besonderheit des Objekts bezeichnet werden. Am fixirten Präparat sind die Nucleolen vielfach, was Korschelt von den Macrosomen nicht beschreibt und was ich deshalb hier nachtrage, von einer einzigen grossen oder mehreren kleinen Vacuolen erfüllt.

Die Chromatinkörner sehe ich an Präparaten aus Osmiumgemisch häufig in Strängen einer schwach färbbaren Substanz aufgereiht liegen, in welcher ich das die „Microsomen" verbindende Liningerüst vermuthe. An gut konservirten Sublimatpräparaten vermag ich davon allerdings meistens nichts wahrzunehmen. Jedoch ereignet es sich bei der letzteren Fixirung häufig, dass die Chromatinkörner innerhalb der Kernmembran an der einen Seite zusammenschrumpfen, während sie auf der andern umgekehrt in ihrer Dichtigkeit gelockert werden. Hier sieht man sie dann ebenfalls in den Strängen eines deutlichen Netzwerks liegen; wahrscheinlich ist es ebenfalls das Liningerüst, welches hier durch Schrumpfung zum Vorschein kommt, vorausgesetzt, dass es sich nicht bloss um eine Gerinnselbildung in dem die Zwischenräume zwischen den Microsomen erfüllenden Kernsaft handelt.

Der Nachweis aber, welchen Korschelt an den Spinndrüsenkernen erbracht zu haben glaubt, dass nämlich im lebenden Kernsaft neben dem Chromatingerüst Strukturen in Form von Körnern vorhanden sind, dürfte nach obigen Ausführungen wohl noch ausstehen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI.

Die Figuren sind nach Schnitten mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apert. 1,40) und Ocular 6 unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates (Projection auf Objekttischhöhe) gezeichnet.

Fig. 1. Kolbig verdickter Endtheil eines Kernastes aus der Spinndrüse von Pieris rapae. Osmiumsäure.

Fig. 2. Kernast (schräg getroffen) aus der Spinndrüse von Phalera bucephala. Sublimat, essigsaures Karmin nach Schneider.
Fig. 3. Kernast (quer getroffen) aus der Spinndrüse von Phalera bucephala. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin.
Fig. 4. Kernast aus der Spinndrüse von Mamestra brassicae. Sublimat, Hämatoxylin, Orange.
Fig. 5. Kolbig verdickter Endtheil eines Kernastes aus der Spinndrüse von Pieris rapae. Sublimat, Biondi'sche Lösung.
Fig. 6. Kernast aus der Spinndrüse von Pieris rapae. Sublimat, Biondi'sche Lösung.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Ueber die Form der Schilddrüsen-Follikel des Menschen.

Von

J. J. Streiff, cand. med.

Hierzu Tafel XXVII.

Wie Boéchat (1)[1]) angiebt, hat Lalouette (1750) zuerst die Zusammensetzung der Schilddrüse genauer beschrieben. Dieser Autor sah darin Blasen, welche unter einander Communikationen zu haben schienen. Die späteren Beobachter stimmen darin überein, dass sie die Schilddrüse aus Blasen zusammengesetzt finden, die sie als granula, acini, vesiculae oder folliculi bezeichnen. Während aber die Meisten diese Follikel als geschlossene, nicht communicirende runde Hohlräume betrachten, hat Virchow (2)[2]) zuerst wieder darauf aufmerksam gemacht,

1) Literaturverzeichniss: a. a. O. pag. 7.
2) A. a. O. pag. 7.

„dass die scheinbaren Blasen vielfach unter einander zusammenhängen und verästelte, blasige Auswüchse oder Fortsätze besitzen, welche jedoch selten in einer Ebene liegen und daher je nach der Richtung des Schnittes bald als isolirte, bald als verbundene runde, ovale oder längliche Gebilde von sehr verschiedener Grösse erscheinen". Boéchat giebt in seiner Abhandlung [1]) ein schönes Bild eines offenbar ziemlich dicken Schnittes, auf dem man drei ovale Blasen mit einander in Verbindung sieht. Beide Autoren gehen aber so weit, dass sie fast als sicher hinstellen, es seien die Läppchen der Schilddrüse „nicht als blosse Aggregate getrennter Blasen anzusehen", sondern „als Systeme verästelter und blasig ausgestülpter Follikel" [2]). Dieser Ansicht hat sich auch Zeiss (3) und neuerdings Hitzig (4) angeschlossen. Einen sicheren Beweis hat aber keiner erbracht, und Poincaré (5) und Baber (6), die über sehr grosse Untersuchungsreihen berichten, sprechen sich entschieden und klar gegen eine solche Annahme aus.

Ein entscheidendes Votum in diesem Streit giebt auch die Entwicklungsgeschichte nicht.

Die vordere Thyreoideaanlage erscheint nach Born (7) [3]) anfangs als „ein eng hin- und hergebogener und zusammengeknäuelter Schlauch", wie auch die seitlichen Anlagen der Schilddrüse „zur selben Zeit das Aussehen einfacher, schlauchförmiger Drüsen" besitzen. Die Schläuche, deren Lumen zum Theil verschwindet, verbinden sich dann durch seitliche Sprossen zu einem Netzwerk von Zellbalken. Zur Zeit, wo keine histologischen Unterschiede zwischen der Mitte und den Seitentheilen mehr zu erkennen sind, scheinen „die Zellbalken der Drüse im Beginn der Abschnürung zu kugeligen Blasen zu stehen". Nach Hertwig (8) [4]) erhalten auf diesem 2. Stadium die Zellbalken wieder ein enges Lumen und es „bilden sich an ihnen in kleinen Abständen von einander Erweiterungen aus, die durch leichte Einschnürungen getrennt sind. Indem letztere tiefer werden, zerfällt

1) A. a. O. Fig. 1.

2) Virchow a. a. O. pag. 7. — Boéchat sagt a. a. O. pag. 10 les vésicules „communiquent largement les unes avec les autres: elles forment ainsi un système de canaux dans toute l'étendue de l'organe".

3) A. a. O. pag. 301 und pag. 305.

4) A. a. O. pag. 294.

schliesslich das gesammte Netzwerk der Stränge in zahlreiche kleine, hohle Epithelbläschen oder Follikel . . ."

Wie weit aber dieser Zerfall in Follikel geht, und was für eine Form sie beim erwachsenen Menschen haben, das kann nur ein Modell deutlich darthun. Ich habe ein solches nach der bekannten Methode von Born hergestellt.

Von der normalen Schilddrüse eines erwachsenen Mannes wurde ein kleines Stück eingebettet. Es ging nicht an, die Definirebene im Paraffin nahe genug am Objekt anzubringen, um bei starker Vergrösserung Definirmarken und Objekt zugleich in das Gesichtsfeld zu bekommen. Um eine solche Definirebene zu ersetzen, schnitt ich das Objekt selbst mit Hülfe des rechtwinklig abbiegbaren Tisches von Born in zwei rechtwinklig sich schneidende Ebenen — senkrecht zur späteren Schnittebene. So bekam jeder Schnitt der zu schneidenden Serien eine rechtwinklige Ecke, welche zur Orientirung beim Aufbau des Modells dienen konnte.

Zur Modellirung kamen eben die in diesem Winkel liegenden Drüsenelemente. Von den Serienschnitten — von 10 μ Dicke — wurden 70 mit dem Zeiss'schen Zeichnungsapparat bei einer Vergrösserung von 500 gezeichnet und von diesen Zeichnungen 40 auf Wachsplatten von $2^1/_2$ mm Dicke je doppelt ausgeschnitten, sodass ein Modell von 500facher Vergrösserung entstand. Dabei wurden alle Follikel des Gesichtsfeldes gezeichnet — modellirend verfolgt aber nur einzelne, damit man sie im Modell ganz sehen kann, während sie sich sonst gegenseitig verdeckt hätten.

Das Modell (und der Vergleich der Zeichnungen der nicht modellirten Serienschnitten) ergibt nun Folgendes:

1. Das Drüsengewebe der Schilddrüse ist in Gestalt von geschlossenen Follikeln angeordnet, welche durch feine Bindegewebszüge von einander getrennt sind.

2. Die meisten dieser Follikel besitzen die Form von rundlichen, längsovalen oder polyedrischen Bläschen (s. Fig. 1).

3. Daneben kommen aber auch Formen vor, die ganz den Tubuli der tubulösen Drüsen gleichkommen, nur mit dem Unterschied, dass sie an beiden Enden geschlossen sind[1]) (s. Fig. 2).

1) Es handelt sich nicht etwa um Verwechslung mit pathologischen Verhältnissen mit den „wuchernden Schläuchen", die Hitzig

4. Manche Bläschen weisen sekundäre Ausbuchtungen auf oder zwei (auf dem Bilde Boéchat's auch drei) gleich grosse Blasen stehen in offener Verbindung (s. Fig. 3).

5. Eine complicirtere Zusammensetzung aber — ein Zusammenhang der Follikel zu einem System von Kanälen — ist nicht vorhanden.

Diese Ergebnisse widerlegen also einmal die Annahme von Virchow und Boéchat. Anderseits zeigen sie, dass die Verhältnisse auch nicht so einfach sind, wie man sie in den meisten ältern und neuern anatomischen und histologischen Lehrbüchern beschrieben findet. Henle (9), Kölliker (10) und Luschka (11) bezeichneten die Schilddrüsenfollikel als geschlossene runde Bläschen. Die meisten spätern Histologen sind ihnen offenbar gefolgt, indem sie auch nur von einfachen rundlichen Blasen sprechen, wie man auf ihren Abbildungen entsprechend meist nur rundliche Durchschnitte findet. Wer die Schilddrüse in der üblichen Eintheilung der Drüsen unterbringen will, muss sie nach diesen Autoren zu den alveolären (acinösen) Drüsen rechnen.

Anderseits scheint Flemming (12)[1]) die Thyreoidea für eine schlauchförmige Drüse anzusehen[2]) (in Bestätigung der Befunde von Zeiss, der bei jungen Thieren und neugeborenen Kindern lange Schläuche in der Schilddrüse wahrgenommen hatte). Auch Stöhr (13) zählt die Schilddrüse zu den tubulösen Drüsen.

Thatsächlich kommen nun aber Tubuli und Vesiculae (Alveoli) neben einander in der Thyreoidea der Erwachsenen vor. Ich möchte aber hervorheben, dass meine Bläschen nie eigentliche Kugelform aufweisen, sondern meist Ovoide oder dicke Spindeln darstellen. Das scheint mir dafür zu sprechen, dass am Schluss der Entwicklung das Netzwerk der Stränge durch die wuchernden Gefässe und Bindegewebszüge nicht gleich in lauter runde Follikel zerfällt, sondern dass oft von den hohlen Zellbalken kurze Schläuche abgeschnürt werden, welche zum Theil als solche

(a. a. O.) als „die ersten deutlich sichtbaren Anfänge der Struma" erkannt hat, denn meine Schläuche haben eine ganz regelmässige Form und kein besonders differenzirtes Epithel, wie es Hitzig als charakteristisch für die Strumaschläuche beschreibt.

1) A. a. O. pag. 292.

2) NB.: In der Eintheilung selbst (pag. 302) fehlt die Schilddrüse.

sich erhalten, zum Theil durch Füllung mit Sekret zu länglichen Blasen sich erweitern.

Die beschriebenen sekundären Ausbuchtungen oder Communikationen von zwei Blasen kann man sich auf verschiedene Weise erklären. Dass zu einer Zeit, wo schon getrennte Blasen vorhanden sind, das Bindegewebe sich noch weiter entwickelte und dabei einzelne Follikel einschnürte, scheint mir unwahrscheinlich. Eher kann man sich die fraglichen Ausbuchtungen durch Knospung entstanden denken, oder es mag sich (Baber a. a. O.) oft um eine sekundäre Verschmelzung ursprünglich getrennter Bläschen handeln. Ein Schnitt (Fig. 4), der einen Tubulus mit einem Follikel in Verbindung zeigt, legt mir eine andere einfache Erklärung nahe. Wie auf der Figur ersichtlich ist, liegt der Tubulus tangential zum Bläschen. Hier wären alle obigen Erklärungen sehr gezwungen. Man braucht aber nur daran zu denken, dass das anhängende Bläschen in seiner Anlage auch ein Röhrchen war (schematische Fig. 5); dann haben wir einen verästelten Tubulus vor uns, wie man ihn bei andern Drüsen findet. Aus dieser Form kann man sich auch die combinirten Bläschen entstanden denken (schematische Fig. 6) und braucht so keine neuen Wachsthumsvorgänge (Knospung, Bindegewebswucherung) anzunehmen.

Beim Modelliren zeigte es sich, dass zwei Bläschen nur künstlich, durch sehr willkürliche Verschmelzung mit Wachs hätten geschlossen werden können, während sich bei den übrigen von selbst ein Abschluss ergab. Auch auf den Schnitten erscheint manchmal an Stelle der sonst zum Kreis geschlossenen Querschnitte ein bloser Halbring. Da ganz benachbarte Querschnitte völlig geschlossen sind, scheint es sich nicht etwa um künstliche Zerreissung durch das Schneiden, sondern um wirkliche Oeffnungen zu handeln. Diese Bilder sind jedenfalls als geplatzte Sekretbläschen zu deuten, so dass auch für den Menschen zu gelten scheint, was beim Thier (durch Biondi (14), Andersson (15)) nachgewiesen ist: dass die Bläschen durch Bersten ihr Sekret in die Lymphbahnen ergiessen.

Ich möchte daher die gewonnenen Anschauungen folgendermaassen zusammenfassen:

Die Glandula thyreoidea des Menschen entsteht nach Art einer verästelten tubulösen Drüse. Am Schluss der Entwicklung

aber bilden sich an den Zellschläuchen vielfach Erweiterungen aus. Diese Erweiterungen werden als Vesiculae — noch nicht erweiterte Stücke der Schläuche als geschlossene Tubuli durch die wuchernden Gefässe und Bindegewebszüge von einander getrennt. Die secernirenden Theile sind also hier nicht verbunden, um das Sekret durch einen Ausführungsgang zu entleeren, sondern die Follikel müssen sich einzeln ihres Inhalts dadurch entledigen, dass derselbe vermöge seines Druckes ihre Wand durchbricht und sich in die Lymphräume des Bindegewebes ergiesst, dessen reiche Wucherung der Grund ihrer Trennung war.

Zum Schlusse bleibt mir die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Stöhr, für die Anregung zu dieser Arbeit und für den freundlichen Rath bei derselben meinen besten Dank auszusprechen.

Benützte Literatur.

Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf die spezielle Erwähnung im Text.

Monographien:

1863 Virchow (2), Die krankhaften Geschwülste. III. Bd. I. Hälfte.
1867 Peremeschko, Ein Beitrag zum Bau der Schilddrüse. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XVII. pag. 279.
1871 Verson, Die Schilddrüse in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, pag. 267.
1873 Boéchat (1), Recherches sur la structure normale du corps thyroïde. Thèse. Paris.
1877 Poincaré (5), Contribution à l'histoire du corps thyroïde. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1877. p. 123.
1877 Zeiss (3), Mikrosk. Untersuchungen über den Bau der Schilddrüse. Dissertation, Strassburg.
1880 Wölfler, Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin.
1881 Baber (6), Researches on the minute structure of the thyroïd gland. Philosophical Transactions London. Vol. 172. Part. II. pag. 577.

1882 Born (7), Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Breslau.
1888 Biondi (14), Beitrag zu der Struktur und Funktion der Schilddrüse. Berliner Klinische Wochenschrift 1888. Nr. 47. (Referat).
1888 Flemming (12), Ueber Bau und Eintheilung der Drüsen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrgang 1888. pag. 289.
1889 Langendorff, Beiträge zur Kenntniss der Schilddrüse. Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1889. Physiol. Abtheilung. Supplement.
1892 Podack, Beitrag zur Histologie und Funktion der Schilddrüse. Dissertation. Königsberg.
1894 Andersson (15), Zur Kenntniss der Morphologie der Schilddrüse. Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1894. Anatom. Abtheilung. pag. 177.
1894 Hitzig (4), Beiträge zur Histologie und Histogenese der Struma. Dissertation. Zürich.

Lehrbücher der Anatomie und Histologie.

Böhm und v. Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen 1895. pag. 216.
Brösike, Cursus der norm. Anatomie des menschl. Körpers 1889. pag. 436.
Frey, Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. 1876. pag. 475.
Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1896. pag. 120.
Henle (9), Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen 1873. pag. 562.
Hertwig (8), Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte 1893. pag. 294.
Hollstein, Lehrb. der Anatomie des Menschen 1865. pag. 514.
Hyrtl, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1882. pag. 730.
Klein, Grundzüge der Histologie 1890. pag. 408.
Kölliker (10), Handbuch der Gewebelehre des Menschen 1867. pag. 480.
Krause, Specielle und makroskop. Anatomie 1879. pag. 427.
Langer, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1865. pag. 544.
Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere 1857. pag. 376.
Luschka (11), Die Anatomie des Menschen. — Die Anatomie des Halses 1862. pag. 300.
Merkel, Henle's Grundriss der Anatomie des Menschen 1888. pag. 211.
Meyer, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1873. pag. 521.
Orth, Cursus der normalen Histologie 1878. pag. 218.
Prenant, Eleménts d'Embryologie 1896 pag. 137.
Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1892. pag. 640.
Remy, Manuel des travaux pratiques d'Histologie 1889. pag. 364.
Schäfer, Histologie (übersetzt von Krause) 1889. pag. 179.

Schenk, Grundriss der normalen Histologie des Menschen 1885. pag. 232.
Stöhr (13), Lehrbuch der Histologie 1896. pag. 237.
Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre 1884. pag. 487.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII.

Fig. 1. A Länglicher Follikel nach dem Modell gezeichnet;
B Querschnitte desselben nach zwei Serienschnitten gezeichnet.

Fig. 2. A Geschlossener Tubulus nach dem Modell gezeichnet;
B Querschnitte desselben nach zwei Serienschnitten gezeichnet.

Fig. 3. A Rundlicher Follikel mit zwei secundären Ausbuchtungen nach dem Modell gezeichnet;
B Drei Querschnitte durch denselben nach Serienschnitten gezeichnet.

Fig. 4. Längsschnitt durch einen Tubulus, der mit einem länglichen Bläschen in Verbindung nach einem Serienschnitt gezeichnet.

Fig. 5. Dasselbe schematisch. — a Ursprüngliche Tubulusform (mit punktirten Umrissen), die durch Füllung mit Sekret zum Bläschen a_1 erweitert wird.

Fig. 6. Ein Bläschen mit secundärer Ausbuchtung schematisch — a und b_1 Erweiterungen der Lumina a und b.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Beiträge zur Kenntniss der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus.

Von

Dr. **A. von Klinckowström,**
Privatdocent an der Universität von Stockholm.

Hierzu Tafel XXVIII und XXIX und 3 Figuren im Text.

Einleitung.

Während meines Aufenthaltes bei der zoologischen Station Kristineberg in Bohuslän wurde durch den Herrn Privatdocenten Dr. O. Carlgren meine Aufmerksamkeit auf die Eier von Prostheceraeus vittatus gelenkt. Durch ihre langsame Entwicklung, sowie vor allem durch die Grösse der Richtungskörperchen schienen mir die Eier dieser grossen See-Planarie als ein zur Untersuchung der Befruchtung, Eireifung u. s. w. sehr zweckmässiges Material, dass einer näheren Untersuchung wohl werth war. Durch die zuvorkommende Güte des Vorstehers der zool. Station, Herrn Prof. Dr. Hj. Théel erhielt ich bald zahlreiche Individuen von Prostheceraeus vittatus, welche in den zu meiner Verfügung stehenden Aquarien vortrefflich gediehen und bald durch tägliches Eierablegen ein reichliches Material zur Beobachtung und Konservirung lieferten.

Ehe ich in den folgenden Zeilen zur Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchung übergehe, ist es mir eine angenehme Pflicht sowohl Herrn Professor Dr. Hj. Théel, Herrn Privatdocenten Dr. O. Carlgren sowie vor allem meinem verehrten Lehrer Herrn Professor Dr. W. Leche für ihre gütige Unterstützung meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Eierablage und Bildung der Richtungskörper.

Die eingesammelten Prostheceraeus vittatus-Individuen, welche in der Nähe von Kristineberg ziemlich häufig auf den in seichtem Wasser (1—3 m) wachsenden Fucaceen vorkamen, wurden

gleich nach ihrer Ankunft auf die zool. Station in ein mittelgrosses Aquarium mit reichlichem Wasserzufluss gebracht; nach 1—2 Tagen hatten sich die Thiere der neuen Umgebung angepasst und fingen nun an fast täglich Eier zu legen. Die Eier, die zwar zu jeder Tageszeit, am häufigsten aber in den frühen Morgenstunden, gelegt werden, waren von einer gemeinsamen Schleimhülle umgeben, in flachen, unregelmässigen Kuchen an die Glassscheiben des Aquariums befestigt. Die Begattung habe ich nie gesehen, wahrscheinlich findet sie während der Nacht statt.

Ungefähr eine halbe Stunde nach dem Legen der Eier, fängt die Bildung der Richtungskörper an, was sich am lebenden Objekte in sehr schöner Weise verfolgen lässt. Das erste Zeichen dieses Prozesses ist eine Veränderung in der Gestalt des Eies, dessen kreisförmiger Umriss sich an einem Punkte abplattet. Bald bildet sich hier, unter starken Kontraktionsbewegungen des Eiplasmas, eine seichte trichterförmige Aushöhlung, die, von der Seite gesehen, dem ganzen Eie einen sichelförmigen Umriss giebt. Auf dem Boden dieser Aushöhlung erhebt sich nun der erste Richtungskörper als eine kleine kuppelförmige Protoplasmamasse in deren oberen (peripheren) Theil man unter günstigen Umständen ein kleines lichtbrechendes Kügelchen beobachten kann. Nach Verlauf von 20—40 Minuten hat sich der Richtungskörper vom Ei abgeschnürt und liegt nun neben demselben als eine kleine Kugel, deren Durchmesser ein $^1/_5$ bis $^1/_6$ des Eidurchmessers ist. Nach Ausstossen des 1. Richtungskörpers nimmt das Ei bald seine kugelige Gestalt wieder an. Der Richtungskörper zeigt sehr lebhafte amöboïde Bewegungen, die 4—5 Stunden lang fortgesetzt werden können. Zwei bis drei Stunden nach Ausstossen des ersten Richtungskörpers findet unter ganz ähnlichen Erscheinungen die Bildung des zweiten Richtungskörpers statt. Ein bis zwei Stunden nach Ausstossen dieses zweiten, ist der Furchungsprozess in vollem Gang und nach 15—20 Stunden haben die Eier gewöhnlich schon das 16-Zellenstadium erreicht.

III. Technik.

Sowohl gelegte Eier als Thiere, deren Uterus mit Eiern gefüllt war, wurden mit verschiedenen Fixirmitteln (Pikrinessigsäure, Sublimat kalt und kochend, Senker'sche und Flemming-

sche Flüssigkeit, Perenyi'sche Fl.) behandelt. Die besten Resultate gab die Perenyi'sche Flüssigkeit, sowie eine Mischung von 4 Th. Eisessig auf 100 Th. 70 % Spiritus (die ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Boveri in Würzburg verdanke). Als ich aber die Eier in Schnittserien zerlegen wollte, stiess ich auf eine unerwartete Schwierigkeit. Es zeigte sich nämlich, dass die Eier, wie gewöhnlich in Paraffin eingebettet, fast unmöglich zu schneiden waren, da die sie umgebende Schale der Paraffinprägnation einen fast unüberwindlichen Widerstand zu leisten schien. Mit Celloidinparaffin erhielt ich kaum bessere Resultate und musste mich daher für die Untersuchung der schon abgelegten Eier mit Celloidinschnitten von 15—20 μ begnügen. Zum Färben benutzte ich für die dicken Celloidinschnitte fast ausschliesslich Boraxkarmin zur Untersuchung der Uterus- und Ovarialeier, die sich ohne Schwierigkeiten in Paraffin schneiden liessen, kam hauptsächlich die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinfärbung, gewöhnlich zusammen mit einer Nachfärbung in Eosin, zur Anwendung.

IV. Bildung der 1. Richtungsspindel.

Wie bekannt beschreibt Selenka[1]) bei dem Thysanozoon, einer Polyclade des Mittelmeeres, eine sehr eigenthümliche Art der Kernmetamorphose. Nach Selenka soll sich nämlich im Ei vom Thysanozoon vor der Bildung der 1. Richtungsspindel eine typische Theilungsfigur mit Centrosomen, Polarstrahlung, Chromosomen u. s. w. bilden, die sich aber nach der Bildung der Tochterschleifen wieder zu einem ruhenden Kern verwandelt, um, erst im abgelegten Ei wieder zur Theilung schreitend, die 1. Richtungsspindel zu bilden. Ich hoffte diese eigenthümliche Kernmetamorphose, die mir um so mehr unverständlich war, als sie nach unseren heutigen Kenntnissen der Theilungserscheinungen nothwendigerweise zu einer Verdopplung der Chromosomenzahl des Eikerns führen musste, beim Prostheceraeus wiederzufinden. Allein es zeigte sich bald, dass, obwohl ganz wie beim Thysanozoon in fast sämmtlichen Uteruseiern eine Theilungsfigur zu sehen war, diese, anstatt wie bei Thysanozoon

1) E. Selenka: Ueb. e. eigenthümliche Art d. Kernmetamorphose. Biologisches Centralblatt; Bd. I. 1881—82. S. 492.

wieder in den Ruhezustand überzugehen, im Stadium des Muttersterns verharrte, um nach dem Ablegen des Eies zur Bildung des 1. Richtungskörpers zu führen. Van der Stricht[1]); der durch eine Nachuntersuchung die Angaben Selenkas geprüft hat, findet auch bei Thysanozoon im frisch gelegten Ei, anstatt den von Selenka beschriebenen ruhenden Kern ohne Kernfleck, eine 1. Richtungsspindel, die in jeder Beziehung, die periphere Lage ausgenommen, mit den Theilungsfiguren der Uteruseier übereinstimmt. Ohne direkt Selenkas Stellung anzugreifen scheint jedoch v. der Stricht es für möglich zu halten, dass die Mitose im Uterusei direkt zur Bildung des 1. Richtungskörpers führen kann. Wie dem auch sei, so viel steht fest: Bei Prostheceraeus findet die von Selenka beim Thysanozoon beobachtete Kernmetamorphose nicht statt, sondern ist bei Prostheceraeus die Theilungsfigur im Uterusei nichts anderes als die 1. Richtungsspindel, deren Entstehung in den folgenden Zeilen beschrieben werden soll.

Das Ovarialei besitzt, nachdem es seine definitive Grösse, einen Durchmesser von 150—200 μ erreicht hat, einen rundlichen Kern von 20—25 μ Durchmesser. Das Protoplasma, in welchem zahlreiche Dotterkörner von 2—6 μ Durchmesser eingelagert sind, zeigt eine sehr deutliche Filarstruktur. Der Kern zeigt auf dieser Entwicklungsstufe ein grobes Kerngerüst und einen grossen Nucleolus. Das erste Zeichen vom Uebergang des ruhenden Kernes zur Richtungsspindel ist eine Veränderung im Aussehen der chromatischen Substanz. Das Gerüst löst sich auf und das Chromatin wird in gröbere und feinere Körner über den ganzen Kern vertheilt. Ob diese Körner wirklich in dem lebendigen Kerne vorkommen, oder vielmehr als ein durch Einwirkung der Fixirmittel hervorgerufenes Kunstprodukt anzusehen ist, scheint mir schwer zu entscheiden. Kurz nach dieser Veränderung des Chromatingerüstes treten die Polkörperchen auf. Van der Stricht, der ihr erstes Auftreten beim Thysanozoon beobachtet hat, findet, dass sie, ein jedes für sich, selbstständig auftreten und nicht, wie gewöhnlich angenommen wird, durch

---

1) O. van der Stricht: De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchi. (Verhandlungen d. Anat. Ges. Versammlung in Strassburg 1894; 223).

Theilung aus einem einzigen, im Protoplasma befindlichen Centralkörper stammen. Zwar ist es mir nicht gelungen bei Prostheceraeus eine selbstständige Entstehung der zwei Polkörperchen zu beobachten, allein ihre schon in einem sehr frühen Stadium (Fig. 2) bedeutende Entfernung (40 μ) von einander, sowie vor allem das auf diesem Stadium vollständige Fehlen einer sie verbindenden Centralspindel macht einen selbständigen Ursprung der beiden Polkörperchen auch bei Protheceraeus wahrscheinlich genug. Bei Prostheceraeus treten die Polkörper (Fig. 1 a u. b) ganz wie bei Thysanozoon dicht bei der Kernmembran auf, das sich bald in ihre nächsten Umgebung auflöst. Einmal aber (Fig. 1 a) habe ich ein Polkörperchen beobachtet, das noch deutlich innerhalb der Kernmembran lag, was natürlich stark genug für seinen intranucleären Ursprung spricht. Die Polkörperchen, die bald von einer starken Strahlung umgeben sind, nehmen schnell an Grösse zu und werden allmählich von einer archoplasmatischen Sphäre umgeben; gleichzeitig löst sich die Kernmembran auf, und unter Verschwinden des Nucleolus und des Kernsaftes bildet sich das Chromatin des Kernes in 6 Kernsegmente von sehr unregelmässiger Gestalt um (Fig. 3). Die Bildung der Kernsegmente scheint ohne vorhergehendes Knäuelstadium (Spirem) vor sich zu gehen. Während diese Veränderungen sich im chromatischen Theile des Kernes vollziehen, hat sich auch der achromatische Theil der Spindel weiter entwickelt. Die beiden Centrosomen, in deren Innerem unter günstigen Umständen ein winziges Centralkorn zu sehen ist, haben sich immer mehr von einander entfernt: sowohl die archoplasmatischen Sphären als die Polstrahlungen haben bedeutend an Grösse zugenommen, und nach der Auflösung der Kernmembran haben sich starke Mantelfasern zwischen den Polkörperchen und den jetzt frei im Protoplasma liegenden Kernsegmenten entwickelt (Fig. 3 u. 4). Andere Fasern ziehen von Polkörper zu Polkörper, wahrscheinlich sind diese letzteren Fasern durch sekundäre Verbindungen zwischen den beiden Fasersystemen entstanden, denn auf früheren Stadien (Fig. 2) fehlt jede Spur von einer diese Körper verbindenden Centralspindel. Nachdem die beiden Polkörperchen ihre definitive Lage erreicht haben, tritt ein Stillstand in dem Theilungsvorgang ein, in dem die Richtungsspindel in diesem Stadium verharrt bis zur Ablage des Eies. Die Spindel (Fig. 5 a), die eine

Länge von $^1/_3$—$^1/_4$ des Eidiameters hat, liegt in diesem Stadium noch ziemlich central. Durch den Einfluss der Polstrahlungen sind die Dotterkörper gegen die Peripherie des Eies gedrängt worden, einen freien Raum in der Mitte des Eies lassend. Dieser Raum wird von den beiden mächtigen Polstrahlungen, deren äusserste Verzweigungen sich, zwischen den Dotterkörperchen einschiebend, bis zur Eiperipherie erstrecken, eingenommen. Die Polkörperchen, die einen Durchschnitt von 4—5 μ erreicht haben, sind von einer archoplasmatischen Sphäre umgeben. In der Mitte zwischen den beiden Polkörperchen liegen die 6 Kernsegmente, die sowohl in Gestalt als Grösse ausserordentlich wechseln (Fig. 4, 5 a, b, c). Gewöhnlich haben sie auf diesem Stadium die Gestalt von unregelmässigen stumpfen Stäbchen, in deren Mitte eine enge, der Länge nach verlaufende Spalte zu sehen ist (Fig. A a), die dem ganzen Gebilde das Aussehen eines in die Länge gezogenen dickwandigen Ringes geben; aber auch eigenthümlich dolchförmige (Fig. A b) sowie ganz unregelmässig gestaltete Kernsegmente kommen (neben den übrigen) vor.

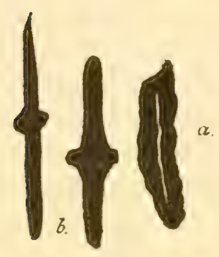


Fig. A.
Drei Kernsegmente aus der 1. Richtungsspindel: a ringförmigen, b dolchförmiges Kernsegment.

V. Ausstossung der Richtungskörper.

Gleich nach Ablage der Eier hört der oben erwähnte Stillstand in dem Theilungsvorgang auf und es kommt zur Bildung des 1. Richtungskörperchens. Unter den, gleich nach der Ablage fixirten Eiern, stimmen einige noch mit den oben beschriebenen Uteruseiern in jeder Beziehung überein, abgesehen natürlich davon, dass sie jetzt von einer Schale umgeben sind; bei der Mehrzahl aber ist die Spindel, unter bedeutender Streckung der Mantelfasern, gegen die Eiperipherie gerückt, so dass während der eine Polkörper noch ziemlich central liegt, der andere sich dicht unter der Oberfläche des Eies befindet (Fig. 6). Die ganze Spindel hat also ihre ursprünglich centrale Lage gegen eine radiale eingetauscht, was auch eine entsprechende Umgestaltung der peripherisch gelegenen Polstrahlung zur Folge hat. Sämmtliche achromatischen Theile der Richtungsspindel befinden sich nun in einem starken Spannungszustand; die beiden Polstrahlungen, von welchen der centrale sich durch den grössten Theil des

Dotters ausbreitet, während der peripherisch gelegene, von dem Centralkörperchen meridianartig ausstrahlend, die Theile der Oberfläche umfasst, halten die Polarkörperchen von einander, und halten die Mantelfasern und die zwischen den Centralkörperchen ziehenden Fasern stramm gespannt. Die sechs Kernsegmente, die sich in Tochtersegmente getheilt haben, sind noch von sehr verschiedener Grösse und Gestalt; ausser den schon erwähnten Stäben und Ringen (Fig. C d) und dem „dolchförmigen" Gebilde (Fig. B b) kommen hier eigenthümlich geformte Haken (Fig. B a u. C a) und lancettförmige Gebilde (Fig. C b) vor.

Dass alle diese eigenthümlichen Gestalten der Chromosomen nicht blos als durch die Fixir- oder Entwässerungsmittel hervorgetäuschte Kunstprodukte zu betrachten sind, geht aus der Thatsache hervor, dass je zwei Tochtersegmente immer genau dieselbe Gestalt haben (Fig. B u. C), so dass die beiden noch nicht von einander geschiedenen Tochterchromosomengruppen gewissermaassen als Spiegelbilder von einander erscheinen (Fig. 6). Zu erwähnen ist auch, dass ich weder die „Ringe" (Fig. A u. C d) noch die „dolchförmigen Chromosomen" (Fig. A b u. B b) in Tochterchromosomen getheilt gesehen habe, ebensowenig wie solche Gebilde in den Tochterchromosomengruppen vorkommen. Sie sind wohl als Vorstadien zu den haken- und „lancettförmigen" Gebilden anzusehen.

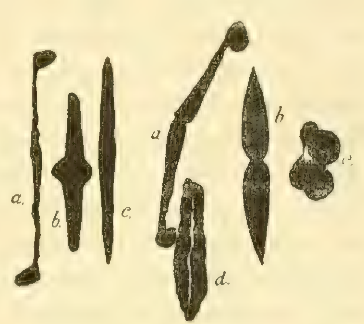


Fig. B. Fig. C.
Kernsegmente aus der 1. Richtungsspindel.

Die beiden Tochterchromosomengruppen sind bald auseinander gerückt, indem sie durch Verkürzung der Mantelfasern gegen ihre respektiven Centralkörperchen gezogen werden (Fig. 7). Der peripherisch gelegene Centralkörper hat sich aber mit einem kleinen protoplasmatischen Hügel umgeben, allmählich über die Oberfläche des Eies gehoben; bald tritt auch die betreffende Tochterchromosomengruppe in diesen Hügel hinein, der sich nun als 1. Richtungskörper vom Ei abschnürt (Fig. 8 u. 9). Unmittelbar nach der Trennung der beiden Tochterchromosomen-

gruppen fangen die Kernsegmente an ihre eigenthümlichen Gestalten zu verlieren und gehen bald in kurze stumpfe Stäbchen über (Fig. 8). Gleich nach Ausstossung des 1. Richtungskörperchens fängt die Bildung der 2. Richtungsspindel an; durch Theilung der im Ei zurückgebliebenen Centralkörperchen entstehen zwei neue Spindelpole, die sich wie gewöhnlich zu einer anfangs paratangentialen, später aber radialen Theilungsspindel (Fig. 11) ausbilden. Sehr eigenthümlich aber verhalten sich die Kernsegmente. Gleich nach dem Abschnüren des ersten Richtungskörpers (Fig. 9) besteht der Eikern aus sechs Kernsegmenten, welche die Gestalt kurzer, stumpfer Stäbchen angenommen haben, bald aber gehen sie unter allmählicher Verlängerung und Verjüngung in Schleifen über (Fig. 10). Diese Veränderung der Kernsegmente geschieht gleich nach dem Ausstossen des 1. Richtungskörperchens, ehe noch die 2. Richtungsspindel ausgebildet ist: die eigenthümliche, höckerige oder perlschnurartige Gestalt der Schleifen, sowie die kurze Dauer der ganzen Erscheinung machen mich zu der Annahme geneigt, dass wir eine rudimentäre Erscheinung, einen Ansatz des Eikerns nach dem Ausstossen des 1. Richtungskörpers wieder zum ruhenden Zustande zurückzukehren, vor uns haben. Wie dem auch sei, zu einem Ruhezustand des Kerns zwischen den beiden Richtungskörpertheilungen kommt es bei Prostheceraeus eben so wenig als bei übrigen untersuchten Formen; denn bald ziehen sich die schleifenförmigen Kernsegmente wieder zusammen, um sich in der fertigen Richtungsspindel in zwei ziemlich abweichenden Gestalten zu zeigen. In der einen dieser Gestalten sind die Kernsegmente kurz, stabförmig, ungefähr von derselben Länge wie in den Tochterchromosomengruppen der 1. Richtungsspindel, aber bedeutend dünner. In der zweiten Gestalt aber zeigen sich die Kernsegmente als kreuzförmige oder viereckige Gebilde, die aus vier verschiedenen Theilen zu bestehen scheinen, und beim ersten Blick eine gewisse Aehnlichkeit mit sog. „Vier-Gruppen“ haben.

Diese zwei Chromosomenformen scheinen in der 2. Furchungsspindel nicht so wie die verschiedenen Formen in der 1. Richtungsspindel vorzukommen, denn während dort die dolch-, haken- und ringförmigen Chromosomen in derselben Kernspindel vorkamen (Fig. C), sind in der 2. Richtungsspindel gewöhnlich

nur kreuzförmige Kernsegmente (Fig. 11) zu sehen, und nur hin und wieder begegnet man einem Ei, in dessen 2. Richtungsspindel stäbchenförmige Chromatinelemente vorkommen. Die kreuzförmigen Chromosomen sind also als normal für die 2. Richtungsspindel zu bezeichnen. Bezüglich ihren achromatischen Elementen zeichnet sich die 2. Richtungsspindel der ersten gegenüber durch ihre bedeutend breitere, mehr bauchige Gestalt aus (vergl. Fig. 6 u. 11). Die Spindelfasern, die bei der 1. Richtungsspindel sich fast parallel zwischen den beiden Spindelpolen erstreckten, verlaufen hier in mehr oder weniger starkem Bogen; man bekommt gleich den Eindruck, dass die Spannung sämmtlicher Theile hier bedeutend schwächer ist, als es bei der 1. Richtungsspindel der Fall war. Obwohl die Polstrahlungen bei der 2. Richtungsspindel gut entwickelt sind, zeichnen sich die Centralkörper gegen die 1. Richtungsspindel durch eine bedeutend schwächere Entwicklung aus. Während bei der 1. Richtungsspindel die Centralkörperchen auf den Boraxkarminpräparaten ohne Schwierigkeit als sphärische Gebilde von 3—4 μ Durchschnitt zu sehen waren, kann man bei der 2. Richtungsspindel nur durch die aus einem Punkt radiirenden Polstrahlen auf das Dasein eines Centralkörpers schliessen (vergl. Fig. 6, 7, 8 mit Fig. 11, 12, 13). Die Theilung der Kernsegmente findet bei den „kreuzförmigen" Kernsegmenten in der Weise statt, dass die Theilungsebene in ein Diagonal des Kreuzes verläuft (〉|〈), so dass von den vier Chromatinkugeln, aus welchen jedes Kernsegment zu bestehen scheint, zwei mit einander zusammenhängenden auf jede Tochterzelle kommen (Fig. 11 x). Bei den „stäbchenförmigen" Kernsegmenten aber scheint die Theilung eine Quertheilung zu sein, es war mir jedoch nicht möglich, über die feineren Verhältnisse dieses Vorganges etwas Näheres zu erfahren, da die Unmöglichkeit, Paraffineinbettung zu benutzen, leider das Darstellen von genügend dünnen Schnitten verhinderte. Nach der Theilung scheinen die „Kernsegmente" sich wieder in Stäbchen umzuwandeln (Fig. 12 u. 13); diese Stäbchen sind bedeutend kleiner als die, welche in den Tochterplatten der 1. Richtungsspindel (Fig. 8 u. 9) vorkamen. Die Bildung des 2. Richtungskörpers geschieht nun vollkommen wie die des ersten. In beiden Richtungskörpern wandeln sich gewöhnlich bald die Kernsegmente in ein unregelmässiges, gerüstähnliches Chromatinklümpchen um (Fig. 12, 16, 18).

Eine Ausnahme bildet der in Fig. 13 abgebildete 1. Richtungskörper, dessen Kernsegmente eine an die in Fig. 10 abgebildeten Eikernschleifen erinnernde Gestalt angenommen haben; möglicherweise haben wir hier ein Vorstadium zu einer Theilung des 1. Richtungskörpers. Ich bin zu dieser Annahme um so mehr geneigt, als ich in meinen Präparaten ein paar Mal Eiern im zwei- oder vierzelligen Stadium begegnet bin, die 3 Richtungskörper (1 grösseren und 2 kleinere) besassen.

VI. Bildung des weiblichen Vorkerns.

Nach Abschnürung des 2. Richtungskörpers bleiben im Ei 6 dünne, stäbchenförmige Kernsegmente (Fig. 12), die sich jetzt zum weiblichen Vorkern umwandeln, d. h. in Ruhezustand übergehen. Noch ehe die Abschnürung des 2. Richtungskörpers vollendet ist, verlieren die, durch die Verkürzung der Mantelfasern dicht an das Centralkörperchen gezogenen Kernsegmente wieder ihre stäbchenförmige Gestalt und wandeln sich, anfangs manchmal dicht an einander gedrängt (Fig. 13) in lange Schleifen um. Diese Schleifen, die in jeder Beziehung an diejenigen erinnern, welche auf die 1. Richtungsspindel (Fig. 10) folgen, haben anfangs ein höckeriges, unregelmässig perlschnurartiges Aussehen. Bald aber ändert sich das Bild; zwischen den Schleifen treten mit Kernsaft gefüllte Blasen auf, in deren Innerem auch bald Nucleolen sichtbar werden (Fig. 14). Während die Kernsaftblasen sich vergrössern und die anfangs ziemlich blassen Nucleolen rasch an Grösse und Färbbarkeit zunehmen, werden die Kernsegmente immer dünner und blasser, bis sie endlich vollständig verschwinden, ohne dass es jedoch möglich gewesen wäre, einen wirklichen Zerfall zu konstatiren. Der ganze Vorgang macht im Gegentheil den Eindruck, als ob die Kernsegmente, ohne ihre Schleifengestalt aufzugeben, durch die Abgabe eines sie gewissermaassen durchtränkenden Stoffes an Dicke und Färbbarkeit verlören, bis sie sich als farblose Fäden der Beobachtung vollständig entziehen. Auf diesem Stadium besteht der weibliche Vorkern (Fig. 15 q) aus einer Anzahl dicht an einander gelagerter, mit Kernsaft gefüllter Bläschen, von welchen jedes nur einen Nucleolus enthält. Nach der Anzahl und Grösse der Blasen zu urtheilen, scheint gewöhnlich eine Blase und ein Nucleolus auf jede Kernschleife zu kommen, manchmal scheinen doch aus einer

Kernschleife zwei Bläschen mit entsprechend kleineren Nucleolen zu entstehen (Fig. 15). Unter gewaltiger Flüssigkeitsaufnahme aus dem umgebenden Protoplasma nehmen die Bläschen nun an Grösse zu und vereinigen sich bald zu einer einheitlichen, von einer Kernmembran umgebenen Blase (Fig. 16). Auch die Nucleolen scheinen unter einander theilweise zu verschmelzen, denn anstatt 6—10 Nucleolen trifft man jetzt im Vorkern nur 2—4 Nucleolen an, deren sehr wechselnde Grösse es als wahrscheinlich erscheinen lässt, dass die grösseren durch das Zusammenschmelzen mehrerer der ursprünglichen Nucleolen entstanden sind. Nach dem Schwund der Kernsegmente waren anfangs die Kernbläschen, vom Nucleolus natürlich abgesehen, nur mit Kernsaft gefüllt, aber nach der Vereinigung der verschiedenen Bläschen zu einer gemeinsamen Kernblase zeigen sich im Kernsaft zahlreiche Körner oder Brocken chromatischer Natur, die bald an Anzahl gewaltig zunehmend dem weiblichen Vorkern ein an den Ovarialkern (Fig. 1—2) erinnerndes Aussehen verleihen (Fig. 16).

VII. Bildung des männlichen Vorkerns.

Die Befruchtung ist bei Prostheceraeus, wie ich schon erwähnt habe, eine innere und muss das Eindringen des Spermatozoons kurz, nachdem das Ei den Eierstock verlassen hat, stattfinden, denn im Uterus sind sämmtliche Eier, deren Richtungsspindel ausgebildet ist, befruchtet (Fig. 5 a). Obwohl man unter den Uteruseiern fast immer zahlreiche Spermatozoen wahrnimmt, ist es mir nie gelungen, das Eindringen des Spermatozoons in das Ei zu beobachten, um so öfter dagegen die kürzlich eingedrungenen Spermatozoen, welche, wie schon erwähnt, in fast sämmtlichen Uteruseiern zu sehen sind; es scheint mir deshalb wahrscheinlich, dass das Eindringen der Spermatozoen gleich nach der Begattung während der Nacht stattfindet. Die eingedrungenen Spermatozoen (Fig. 22 a) bestehen aus zwei Theilen: einem langen, fadenförmigen, dessen starke Färbung sie deutlich genug als Kern charakterisirt, und einem bläschenartig aufgetriebenen, schwach gefärbten Theil, dem Mittelstück. Der fadenförmige Kern, der unter allmählicher Verjüngung spitz endet, geht mit scharfer Grenze in das Mittelstück über. Dieses ist anfangs länglich oval oder lancettförmig und zeigt an seinem

distalen Theil eine, gegen das umgebende Eiplasma undeutlich abgegrenzte Verlängerung, wahrscheinlich einen Rest der Geissel. Bald aber fängt das Mittelstück an zu quellen und verwandelt sich zu einem rundlichen Bläschen (Fig. 22 b u. 5 a), dessen Grenzen gegen das umgebende Eiplasma während der Richtungskörperbildung immer undeutlicher werden, während gleichzeitig die schon von Anfang an schwache Färbung immer blasser wird, so dass es oft unmöglich ist, sich von dem Dasein des Mittelstückes an dem 15—20 μ dicken Boraxkarminpräparate zu überzeugen (Fig. 22 c u. d). Bald aber nimmt das Mittelstück wieder an Färbbarkeit zu und zeigt sich jetzt als eine unregelmässig geformte archoplasmatische Sphäre, von deren gewöhnlich mehr oder weniger zackigem Umriss eine rasch wachsende Strahlung sich in dem umgebenden Eiplasma ausbreitet (Fig. 22 e—g). Während der Veränderungen des Mittelstückes hat sich auch der Kern verwandelt; der lange, fadenförmige, anfangs leicht geschlängelte Kern (Fig. 22 a) zieht sich bald mehr oder weniger knäuelartig zusammen (Fig. 22 b u. 5 a) und verwandelt sich unter allmählicher Verkürzung, Quellung und Verdickung (Fig. 22 c u. d) in eine ovale oder lancettförmige, anscheinend homogene Chromatinmasse (Fig. 22 e). Unter fortgesetztem Quellen rundet sich der Kern zu einer Kugel (Fig. 22 f) ab, in deren Innerem man bald lichte, mit Kernsaft gefüllte Theile bemerkt. Unter rascher Zunahme des Kernsaftes wird der Kern bald zu einer hellen Blase, in deren Innerem das Chromatin sich in eine Anzahl stark gefärbte Nucleolen, sowie in ein schwach gefärbtes Gerüst vertheilt hat (Fig. 22 g). Die Nucleolen, deren Anzahl ungefähr sechs zu sein scheint, wachsen rasch, wahrscheinlich auf Kosten des Gerüstes, das bald verschwindet; zur selben Zeit nimmt der runde Kern (Fig. 22 g) eine unregelmässige blasige Gestalt an (Fig. 15), die sehr an die des weiblichen Vorkerns erinnert. Von nun an stimmt die Entwicklung des Spermakerns ganz mit der des weiblichen Vorkerns überein. Wie bei diesem nehmen die Nucleolen wahrscheinlich durch Zusammenschmelzen an Anzahl ab, wie bei diesem entwickeln sich Chromatinkörner im Kernsaft, und von nun an stimmen die beiden Vorkerne (Fig. 18) in jeder Beziehung mit einander überein.

VIII. Bildung der 1. Furchungsspindel.

Nach der in den vorhergehenden Zeilen beschriebenen Entwicklung der Vorkerne finden sich also im Ei vom Prostheceraeus zwei bläschenförmige Kerne, die in jeder Beziehung mit einander übereinstimmen (Fig. 16). Von diesen liegt der eine (der weibliche Vorkern) peripherisch gewöhnlich dicht unter der Austrittsstelle der beiden Richtungskörper, während der andere (der männliche Vorkern) eine mehr centrale Lage einnimmt. Die beiden Vorkerne rücken nun dicht an einander zusammen, und können entweder noch im ruhenden Zustand zu einem gemeinsamen 1. Furchungskern zusammenfliessen (Fig. 17) oder, was auch öfters geschieht, können sie, ohne dass es zur Bildung eines einheitlichen Furchungskernes kommt, sich zur Bildung der 1. Furchungsspindel jeder für sich vorbereiten. In beiden Fällen vollzieht sich die Entwicklung der Kernsegmente und die Bildung der 1. Furchungspindel in vollkommen gleicher Weise, so dass das Zusammenschmelzen der beiden ruhenden Vorkerne zum 1. Furchungskern hier ebenso wenig wie bei anderen beobachteten Objekten irgend welche Bedeutung für den Verlauf des Befruchtungsorganes zu haben scheint. Bei der Bildung der Kernsegmente, die sich übrigens oft genug nicht vollständig gleichzeitig bei den beiden Vorkernen vollzieht (Fig. 17 u. 18), werden erst in jedem der beiden Vorkerne sechs dünne, fadenförmige Kernsegmente sichtbar: die Kernsegmente sind anfangs fadendünn (Andeutungen einer feinen Quergliederung lassen sich auch unter günstigen Umständen nachweisen), bald aber nehmen sie an Dicke und Färbbarkeit gewaltig zu. Hand in Hand mit diesem Vorgange findet ein allmähliches Schwinden der im Kernsaft schwebenden chromatischen Körner statt, so dass, wenn die Kernsegmente ihre definitive Grösse erreicht haben, auch sämmtliche chromatische Körner aus dem Kernsaft verschwunden sind (Fig. 17 u. 18). Aus dem ganzen Vorgang bekomme ich den Eindruck, dass die chromatischen Körner oder Brocken im ruhenden Vorkern nichts als ein durch die Fixirmittel hervorgerufener Niederschlag sind. Das Verschwinden des Chromatins im Kern gleichzeitig mit dem Wachsen der Kernsegmente dürfte wohl nur so aufzufassen sein, dass die letzteren das vorher frei im Kernsaft befindliche Chromatin in sich aufgespeichert haben; denn

wenn diese Körner und Brocken im lebenden Ei als geformte Theile existirten, müsste dieser Vorgang von irgend einer Umlagerung der regellos im Kernraum verbreiteten chromatischen Körner begleitet sein. Wie jetzt aber die Thatsachen liegen, kann ich mich dem Eindruck nicht entwehren, dass das Chromatin im lebenden Ei nicht als Körner oder Brocken, sondern einfach im Kernsaft gelöst vorhanden ist, eine Annahme, die, wie mir scheint, das Wachsen der Kernsegmente durch Aufspeicherung des gelösten Chromatins in einer einfachen und mit den Thatsachen übereinstimmenden Weise erklärt. Während des Wachsthums der Kernsegmente bleiben die Nucleolen unverändert, so dass nach dem Schwund des Chromatins jeder Vorkern aus einer mit Kernsaft gefüllten Blase besteht, in welcher ausser den sechs schleifenförmigen Kernsegmenten noch einige Nucleolen zu sehen sind (Fig. 18). Nach Auflösung der Kernmembran verschwinden bald die Nucleolen unter allmählichem Verblassen. Eine in der Literatur in letzter Zeit vielfach behandelte Frage ist wie bekannt das Verhältniss der Centralkörperchen bei der Bildung der 1. Furchungsspindel. Die Unmöglichkeit genügend dünne Schnitte darzustellen hat mir nicht erlaubt beim Prostheceraeus zu einem sicheren Resultat in dieser Frage zu kommen. Bei dem männlichen Vorkern entwickelt sich, wie schon erwähnt, eine aus dem Mittelstück des Spermatozoons stammende Strahlung, ohne dass es jedoch möglich ist (an den Boraxkarminpräparaten) ein wirkliches Centralkörperchen in der Mitte der Strahlung zu beobachten (Fig. 22 g u. 15 ♂). Auch bei dem weiblichen Vorkern ist eine anfangs wohlentwickelte Strahlung, die offenbar aus dem im Ei zurückgebliebenen Centralkörperchen der 2. Richtungsspindel stammt, vorhanden (Fig. 14 u. 15 ♀). Sowohl bei dem männlichen als bei dem weiblichen Vorkern werden jedoch im Laufe der Entwicklung die Strahlungen immer undeutlicher, bis sie bei dem ruhenden Vorkern vollständig verschwunden sind (Fig. 16). Gleichzeitig mit dem Wiederauftreten der Kernsegmente werden auch zwei Centralkörperchen sichtbar (Fig. 18).

Die beiden Centralkörperchen, die von rasch wachsenden Polstrahlungen umgeben sind, liegen ziemlich weit von einander entfernt der Kernmembran dicht an; eine Centralspindel scheint vollständig zu fehlen. Bezüglich der Herkunft der Centralkörperchen ist es mir nicht möglich gewesen, mir eine bestimmte

Meinung zu bilden; nach den Erfahrungen, die wir durch Untersuchung einer Reihe von Objekten aus den verschiedensten Klassen des Thierreichs gewonnen haben, bin ich zwar sehr geneigt die beiden Centralkörperchen als männlich zu erklären, kann aber, da es mir nie möglich gewesen ist die Entwicklung der fraglichen Gebilde genau zu verfolgen, nichts zur Stütze dieser Ansicht anführen. Die Centralkörperchen, die an Grösse und Entwicklung der Polstrahlung denen der 1. Richtungsspindel gleichen, weichen immer mehr aus einander, und indem zugleich nach Auflösung der Kernmembran starke Mantelfasern in das Innere der Vorkerne eindringen und sich an den Kernschleifen anheften, kommt es zur Bildung der 1. Furchungsspindel (Fig. 19). Die 1. Furchungsspindel, die sich gleich von den Richtungsspindeln durch die paratangentiale Lage und die 12 schleifenförmigen Kernsegmente unterscheidet, hat ungefähr dieselbe Länge wie die 1. Richtungsspindel, die Breite aber ist, der verdoppelten Zahl der Kernsegmente entsprechend, bedeutend grösser als dort. Die zwölf Kernsegmente (sechs von weiblicher und sechs von männlicher Herkunft) haben in der fertigen 1. Furchungsspindel die Gestalt von ziemlich dicken, winkelig gebogenen Stäbchen oder Schleifen (Fig. 19). Nachdem die Kernsegmente sich der Länge nach getheilt haben, und die beiden so entstandenen Tochterchromosomengruppen durch den Zug der Mantelfasern gegen die betreffenden Centralkörperchen auseinander gezogen sind (Fig. 20 u. 21), findet wie gewöhnlich die Durchschnürung des Protoplasmas statt, durch welche das Ei in die ersten zwei Furchungszellen zerlegt wird. Ein Zwischenkörper (Zellplatte) ist ebensowenig hier als bei den Richtungstheilungen nachzuweisen. Die späteren Furchungsstadien bieten bei dem Prostheceraeus wenig von Interesse dar. Die Kernsegmente sind in den Furchungszellen überall schleifenförmig; eine Chromatindiminution wie bei Ascaris kommt bei dem Prostheceraeus (wenigstens bis zum 64-Zellenstadium) nicht vor.

IX. Die Reduktionstheilung bei Prostheceraeus.

Wie aus obiger Darstellung hervorgeht, ist bei Prostheceraeus die Zahl der in der 1. Furchungsspindel und der aus dieser hervorgehenden Furchungskerne eingehenden Kernsegmente

zwölf; mit anderen Worten: 12 ist die Chromosomenzahl vom Prostheceraeus. In die ersten Richtungsspindel aber gehen anscheinend nur sechs Kernsegmente ein (Fig. 5 b u. c). Da es nach unserer jetzigen Kenntniss auf diesem Gebiete wohl feststeht, dass die Chromatinreduktion während der Bildung der Richtungskörper stattfindet, müssen diese in der 1. Richtungsspindel vorkommenden sechs Kernsegmente als zweiwerthig aufzufassen sein. Mit anderen Worten, wenn wir die in den Urgeschlechtszellen des betreffenden Individuums eingehenden 12 Kernsegmente mit den Buchstaben a, b, c, . . . l bezeichnen, werden die sechs Kernsegmente der 1. Richtungsspindel den Formeln ab, cd, . . . kl entsprechen. Die Bildung des ersten Richtungskörpers wird, wie schon erwähnt, von Umgestaltungen der Kernsegmente begleitet, die es sehr schwer machen zu konstatiren, ob wir es mit einer Quer- oder Längstheilung der 6 Kernsegmente zu thun haben, allein die Thatsache, dass die beiden aus einer Mutterchromosome hervorgehenden Tochterchromosomen „spiegelbildlich" einander gleichen (vergl. Fig. 6 und Textfig. C) erlaubt wohl keine Deutung, als dass wir hier eine Längstheilung, d. h. eine Zerlegung in „identischen" Chromosomen vor uns haben. Die noch nicht vollständig getheilten Kernsegmente der 1. Richtungsspindel (z. B. Textfig. C a, b, c) würden also den Formeln $\frac{ab}{ab}$, $\frac{cd}{cd}$, . . . $\frac{kl}{kl}$ entsprechen und müssen demnach mit den vielbesprochenen „Viergruppen" der Arthropodeneier homolog sein. Die in der zweiten Richtungsspindel eingehenden Kernsegmente sind natürlich auch zweiwerthig, da sie aus einer Aequationstheilung der zweiwerthigen Kernsegmente der 1. Richtungsspindel hervorgegangen sind. Als ächte Tochterchromosomen müssen sie mit ihren Mutterchromosomen identisch sein, und wie diese der Formel ab, cd, . . . kl entsprechen. Die auf die Bildung der zweiten Richtungsspindel folgende Theilung muss natürlich eine Reduktionstheilung sein, da die im Ei zurückgebliebenen Kernsegmente sich nach dieser Theilung direkt zum weiblichen Vorkern umbilden. Theoretisch könnte diese Reduktion auf zweierlei Weise vor sich gehn, entweder könnten von den sechs Doppelchromosomen ab, cd, . . . kl drei in die 2. Richtungskörperchen übergehen und drei im Ei zurückbleiben, was zwar eine grössere Anzahl (20) verschiedener Combinationen

ermöglichen würde, aber auch zur Folge haben würde, dass im weiblichen Vorkern immer dieselben Kernsegmente, die sich in der ersten Richtungsspindel zum Doppelchromosomen vereint hatten, paarweise eingingen, z. B. (*a*, *b*, *e*, *f*, *i*, *j*) oder (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*) u. s. w. Die andere Art, auf welche die Reduktion denkbar ist, wäre, dass die Doppelchromosomen *ab*, *cd*, . . . *kl* sich wieder in ihre ursprüngliche Einzelchromosomen spalteten und dass während die eine Spalthälfte in den Richtungskörper einginge, die andre im Ei verbliebe. Auf diese Art würden zwar nur zwei Combinationen möglich, da der weibliche Vorkern natürlich in diesem Falle entweder der Formel (*a*, *c*, *e*, *g*, *i*, *k*) oder (*b*, *d*, *f*, *h*, *j*, *l*) entsprechen müsste, aber auch im Gegensatz zum vorigen Fall das Zusammentreffen im weiblichen Vorkern von zwei in den Richtungsspindeln vereinten Chromosomen unmöglich geworden wäre. Wie uns die Thatsachen lehren, ist diese letztere Art auch der Weg, den die Natur einschlägt, denn die Theilung der Kernsegmente, die, in dem Fall wo die Chromosomen stäbchenförmig sind, der Quere nach stattzufinden scheint, kann ja nur ein Zerfallen in nicht „identische" Chromosomen bewirken. Schwerer zu beurtheilen scheinen mir zwar die in Fig. 11 abgebildeten „kreuzförmigen" Kernsegmente; doch darf man wohl behaupten, dass sie aus zwei Einzelchromosomen, nach der Formel *a*⟩⟨*b* vereint, bestehen, ihre eigentliche Bedeutung bleibt jedoch ebenso wie diejenige der eigenthümlichen „dolch-" und „hakenförmigen" Chromosomen der 1. Richtungsspindel völlig dunkel. Da auch diese „kreuzförmigen" Doppelchromosomen getheilt werden nach den Schema *a*⟩|⟨*b* (denn so muss wohl in Analogie mit der Quertheilung der stäbchenförmigen Kernsegmente die in Fig. 11 x abgebildete Theilungsart gedeutet werden), ist es wie gesagt klar, dass bei Prostheceraeus die Natur bei der Reduktion den im zweiten Fall angedeuteten Weg verfolgt. Dass auf die Möglichkeit zahlreicher Variationen in der Vertheilung der Chromosomen auf den Vorkernen verschiedener Eier desselben Individuums dadurch nicht verzichtet wird, ist klar. Denn zwar können, unter der Annahme, dass die in der ersten Richtungsspindel eingehenden Doppelchromosomen den Formeln *ab*, *cd*, . . . *kl* entsprechen, zwei Combinationen, nämlich: (*a*, *c*, *e*, *g*, *i*, *k*) und (*b*, *d*, *f*, *h*, *j*, *l*) im weiblichen Vorkern entstehen, allein diese Annahme ist vollkommen willkürlich.

da bei der Bildung der doppelwerthigen Chromosomen der ersten Richtungsspindel die 12 Chromosomen *a, b, c, . . . l* natürlich sich mit einander in beliebiger Art verbinden können, z. B. als *ac, kf, cj,* u. s. w. Auf diesem Wege können natürlich die für den Zweck der Variation nöthigen verschiedenen Combinationen der Idanten (Kernsegmente) erreicht werden [1]. In dem beigefügten Schema gebe ich eine Uebersicht der Verhältnisse der Chromosomen während der Eireifung und der Befruchtung.

Schema der Befruchtung von Prostheceraeus viltatus.

$(ab, cd, \ldots kl)$

$\left(\frac{ab}{ab}, \frac{cd}{cd}, \ldots \frac{kl}{kl}\right)$ — 1. Richtungsspindel.

$(ab, cd, \ldots kl)$ (1. Richtungskörper) $(ab, cd, \ldots kl)$

$\left(\frac{a}{b}, \frac{c}{d}, \ldots \frac{k}{l}\right)$ — 2. Richtungsspindel.

$(a, c, \ldots k)$ $(b, d, \ldots l)$ (2. Richtungskörper.)

(männl. Vorkern.) $(m, n, o. p, q, r.)$ (weibl. Vorkern.) $(a, c, e, g, i, k.)$

$(m, n, o, p, q, r, a, c, e, g, i, k.)$ 1, Furchungsspindel.

---

1) Auf diesem Wege sind natürlich ebensoviele verschiedene Variationen der weiblichen Vorkerne denkbar als es Combinationen von 6 und 6 von den 12 Kernsegmenten giebt d. h. 924 verschiedene Variationen. Angenommen dass wie gewöhnlich die männlichen Vor-

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVIII u. XXIX.

(Sämmtliche Figuren sind mit einem Apochromat 2 mm Hom. Immersion von Seibert und einem Nachetschen comp. Occular Nr. 4 gezeichnet: Tubuslänge 170.)

Tafel XXVIII.

Fig. 1 a und b. Kerne aus zwei Ovarialeiern mit eben auftretenden Centrosomen.
Fig. 2. Kern eines Ovarialeies mit zwei Centrosomen.
Fig. 3. Kern eines Uteruseies, die Kernsegmente sind ausgebildet, die Kernmembrane noch nicht aufgelöst.
Fig. 4. Kern eines Uteruseies mit 1. Richtungsspindel.
Fig, 5 a. Uterusei mit 1. Richtungsspindel ♀ und einem eingedrungenen Spermatozoon ♂.
Fig. 5 b. Polaransicht der Kernsegmente einer 1. Richtungsspindel.
Fig. 5 c. Seitenansicht einer 1. Richtungsspindel.
Fig. 6. 1. Richtungsspindel aus einem abgelegten Ei mit noch zusammenhängenden Tochterchromosomen.
Fig. 7. 1. Richtungsspindel mit auseinander gewichenen Tochterchromosomengruppen.
Fig. 8, 9, 10. Abschnürung des 1. Richtungskörpers.

Tafel XXIX.

Fig. 11. 2. Richtungsspindel mit „kreuzförmigen" Chromosomen.
Fig. 12. 2. Richtungsspindel, die Tochterplatten weichen auseinander.
Fig. 13. Abschnürung der 2. Richtungskörper.
Fig. 14, 15, 16. Entwicklung des weiblichen (♀) und männlichen (♂) Vorkerns.
Fig. 17, 18. Bildung der 1. Furchungsspindel.
Fig. 19. 1. Furchungsspindel.
Fig. 20. 1. Furchungsspindel, die Tochterchromosomengruppen sind auseinander gewichen.
Fig. 21. Anfang der Theilung des Eiplasmas, die zwei Furchungskerne fangen an in das Ruhestadium überzugehen.
Fig. 22. Entwicklung des Spermatozoons zum männlichen Vorkern.

---

kerne dieselbe Entwicklung bezüglich der Reduktion durchlaufen, entstehen natürlich auch da 924 verschiedene Variationen, was für die Nachkommenschaft eines Paares $(924)^2 = 853776$ mögliche Combinationen der Chromosomen ergiebt; eine Zahl, gross genug, der Selektion genügendes Material zu liefern.

Ueber die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen[1].

Von

F. K. Studnička.

Hierzu Tafel XXX und XXXI.

Johannes Müller, der in seiner grossen Monographie der Myxinoiden (36) bei Gelegenheit der Beschreibung des Skelettsystems auch der Histologie des Knorpels ein besonderes Kapitel widmete (pag. 131), sagt, dass bei den Cyclostomen, speciell den Petromyzonen, der hyaline Knorpel überhaupt nicht existirt, und bezeichnet den bei ihnen vorkommenden Knorpel mit dem Namen „der zellige Knorpel". Nur der „sehr feste fast knochenartige Knorpel" von Bdellostoma soll, nach den Befunden dieses Forschers zu schliessen, eine ähnliche Struktur haben wie der gewöhnliche hyaline Knorpel anderer Thiere. In derselben Weise wie Joh. Müller betrachteten nach ihm viele andere Forscher den Knorpel der Cyclostomen als eine besondere eigenartige Knorpelart. Ich nenne hier nur Leydig (70), Kölliker (89), Renaut („Tissu cartilagineux a stroma capsulaire" 93) etc.[2]. Erst in der neuesten Zeit sucht Schaffer (95, 96 b) nachzuweisen, dass die Unterschiede desselben von

1) Die vorliegende Arbeit wurde von mir im Frühjahre 1896 in Prag gearbeitet und geschrieben; seit der Zeit ist (im Sommer desselben Jahres) aus der Feder Jos. Schaffers eine ausführliche Abhandlung über den Knorpel von Ammocoetes in Zeitschr. f. wiss. Zoologie (96 b) erschienen. Ich habe im Manuscripte vorliegender Arbeit hie und da einige Partien, die von diesem Forscher schon genügend bearbeitet wurden, auslassen müssen, hie und da habe ich im Texte Bemerkungen, die sich auf die Abhandlung Schaffers beziehen, beigefügt, sonst jedoch habe ich die Arbeit in der ursprünglichen Form gelassen.

Berlin, im Oktober 1896. D. Verf.

2) Schaffer (96 b, pag. 617—618) giebt ausführlichere Berichte über die Ansichten einzelner Forscher über den Bau des betreffenden Knorpels, die ich hier nicht wiederholen werde.

dem hyalinen Knorpel keinesfalls principiell sind, und er bezeichnet ihn auch direkt mit diesem Namen. Wir selbst werden in dieser Arbeit im Gegentheil die Eigenthümlichkeiten der gewöhnlichen Cyclostomenknorpel, durch die sie sich von anderen Knorpelarten unterscheiden, hervorzuheben versuchen.

Jeder, der den Knorpel eines Ammocoetes einmal untersucht hat, wird erkennen, dass derselbe wirklich einen ganz eigenthümlichen Habitus besitzt. Der betreffende Knorpel ist nämlich ganz so gebaut, wie die embryonalen Knorpel der Amphibien, (Kaulquappen!) Teleostier oder Reptilien[1]). Die hyaline chondrinhaltige Grundsubstanz, die doch zur Charakteristik eines Hyalinknorpels gehört, ist hier nur auf ein Minimum beschränkt oder, wie wir sehen werden, fehlt solchen Knorpeln manchmal überhaupt, und man könnte sie in solchen Fällen mit Kölliker (89) als „Knorpel ohne Grundsubstanz" bezeichnen.

Die Septa, die die protoplasmatischen Körper der einzelnen Zellen von einander trennen, werden entweder nur von sogen. Knorpelkapseln gebildet, oder in dem ersteren Falle ist eine Grundsubstanz in der Form einer Kittsubstanz zwischen den einzelnen Kapseln vorhanden (Schaffer, 95). Durch Zunahme der Grundsubstanz, wobei die Zellen weiter von einander gerathen oder durch Umwandlung der Knorpelkapseln entsteht aus dem betreffenden Knorpel ein wirklicher hyaliner Knorpel.

Schaffer in seiner Abhandlung (96 b) sucht zu beweisen, dass die sogen. Knorpelkapseln des Ammocoetes eigentlich der Grundsubstanz anderer Knorpel analog sind, und dass wir daher in dem betreffenden Knorpel einen gewöhnlichen Hyalinknorpel vor uns haben. Wir jedoch, auf die später zu besprechende verschiedene Reaktion (bei Petromyzon) und auf die Histogenese sich stützend, fassen die Knorpelkapsel als von der nach aussen von ihnen sich ablagernden Grundsubstanz für verschieden auf, wobei jedoch nicht ausgeschlossen ist, dass sie sich manchmal direkt in diese verwandeln kann, in welchem Falle wir dann oft überhaupt keine Knorpelkapseln unterscheiden können (Myxine).

Der früher besprochene Typus des Knorpels mit seinen relativ sehr grossen Zellen und dünnen, fast nur aus jenen

1) Die „Vorknorpel" einiger Verfasser.

Knorpelkapseln gebildeten Septen zwischen ihnen, hat ganz dasselbe Aussehen wie die gewöhnlichen botanischen Parenchyme[1], ich sehe nicht ein, warum wir deshalb nicht diesen Knorpeltypus mit einem besonderen Namen und zwar als einen „Parenchymknorpel" bezeichnen könnten. Dieser Name würde etwa mit dem für ihn von Johannes Müller angewendeten Namen („der zellige Knorpel"), nicht dagegen mit dem von Kölliker („Knorpel ohne Grundsubstanz") gleichbedeutend sein. Den Namen „Vorknorpel" wollen wir meiden, da er besser für andere Gewebe passt als für diesen wirklichen Knorpel.

Als einen principiell von dem Hyalinknorpel verschiedenen Typus kann man den „Parenchymknorpel" nicht betrachten (Schaffer (95)). In den meisten Fällen ist ja, wie Schaffer (95)[2]) hingewiesen hat, eine Kittsubstanz vorhanden, und durch das Zunehmen derselben kann sich der Parenchymknorpel in einen Hyalinknorpel umwandeln. Trotzdem wollen wir den betreffenden Knorpel als eine besondere Knorpelart oder Abart betrachten; der hyaline Knorpel und jeder andere ist ja doch auch durch Uebergänge wieder mit anderen Geweben verbunden und es gibt eigentlich keine „selbstständigen" Typen in der Bindegewebegruppe.

Gerade bei den Cyclostomen, mit denen wir uns in dieser Arbeit näher beschäftigen wollen, bleiben, wie wir gesagt haben, die meisten Knorpel ihres Körpers zeitlebens auf dem Stadium des Parenchymknorpels, welches Stadium bei anderen Thieren während der Entwicklung mehr oder weniger schnell übergangen wird, da sich bei ihnen aus dem Parenchymknorpel ein Hyalinknorpel bildet. Wir haben daher in jenen Thieren ein Objekt vor uns, das in dieser Beziehung ein primitiveres Verhalten als andere zeigt, und an dem wir vielleicht mit Erfolg die Urgeschichte des Knorpels und, wie wir sehen werden, dessen Verhältnisse zu anderen Bindegeweben studiren können. Wir können bei den Cyclostomen alle Uebergangsformen des Parenchymknorpels in den hyalinen resp. auch in andere Typen studiren

1) Die Knorpelkapseln sind den Zellmembranen der Pflanzenzellen analog. Schaffer (96 b) redet nur von einem hyalinen Faserwerke zwischen den Zellen.

2) Die ältere Auffassung Schaffers?

und zwar überwiegen bei dem Ammocoeten und Petromyzon die parynchymatösen, bei der Myxine die hyalinen Formen.

Wie uns Schaffer (95) am Ammocoetes gezeigt hat, kann man sich bei der Classifikation der verschiedenen Formen der Cyclostomenknorpel nicht auf die morphologischen Unterschiede allein beschränken, es ist nothwendig, auch auf die besonders charakteristischen mikrochemischen Reaktionen der Knorpelkapseln und der Grundsubstanz Rücksicht zu nehmen; in dieser Beziehung wurde schon von dem genannten Forscher (am Ammocoetes) gefunden, dass sich die Knorpel desselben nach ihrem mikrochemischen Verhalten in zwei ziemlich deutlich von einander begrenzte Gruppen eintheilen lassen, was ich auch für Petromyzon und für Myxine bestätigen kann[1]).

Das Knorpelgewebe des einen Typus ist ein Parenchymknorpel, dessen Septa sich mit Hämatoxylin blau färben lassen, das andere ist ein Parenchym- oder Hyalinknorpel (alle Uebergänge sind zu finden), der die gewöhnliche Reaktion des Knorpels: die Färbung mit Hämatoxylin oder Hämalaun nicht zeigt, sondern an ähnlich behandelten Präparaten eine gelbe Farbe hat.

Nach Schaffer (96 b, pag. 618—9) lassen sich beim Ammocoetes an mit Müller'scher Flüssigkeit conservirten Präparaten die beiden Knorpeltypen schon makroskopisch von einander unterscheiden: „Die „gelben“ Knorpel sind „undurchscheinend und deutlich gelblich gefärbt“, die „blauen milchartig durchscheinend“. Dass die ersteren fester sind als die anderen, die besonders biegsam sind (Schaffer), gilt nicht nur für Ammocoetes, sondern auch für die anderen Formen.

Den ersteren Typus könnte ich auch für einen ursprünglicheren halten, da er sich oft (in erwachsenen Thieren) in den zweiten umwandelt, während eine umgekehrte Umwandlung nirgends zu finden ist.

---

1) Spina (86) findet am Giesbeckenknorpel des Pferdes zwei Arten von Knorpel, einen „gelben“ und einen weissen; der eine von ihnen lässt sich mit Hämatoxylin nicht färben. Vielleicht ist da, wie auch anderswo, etwas analoges vorhanden?

I. Die Formen des Knorpels der Cyclostomen.

1. Der mit Hämatoxylin blau sich färbende Knorpel.

Dieser Knorpel besitzt alle Eigenschaften, die wir oben als für den „Parenchymknorpel" charakteristisch angeführt haben. Seine Septa werden fast nur von den Knorpelkapseln[1]) und gewöhnlich nur äusserst spärlicher, nur dort, wo mehrere Zellen an einander grenzen, deutlich zu beobachtenden Grundsubstanz gebildet (Taf. XXX, Fig. 9).

Schaffer (96 b) hat die Grenzen der Knorpelkapseln übersehen, und die Septa zwischen den Zellen stellen ihm nur „dünne zelltrennende Membranen" von homogener Grundsubstanz vor[2]). Wenn wir die Bildungsweise dieses Knorpels, von der wir später ausführlich reden werden, verfolgen, sehen wir, dass die jungen Zellen dieses Knorpels zuerst nur eine ganz dünne, mit Hämatoxylin blau sich färbende Kapsel bekommen, und dass erst sekundär zwischen ihnen eine Grundsubstanz als ein Kitt ausgeschieden wird. Junge Partien dieses Knorpels entbehren einer wirklichen Grundsubstanz. — Die Knorpelkapsel ist fast immer gut deutlich, nur hier und da, bei der Myxine besonders, verschmelzen in einem Septum beide Knorpelkapseln zu einer Masse (Taf. XXXI, Fig. 6).

Die Form der Zellen ist durch den gegenseitigen Druck derselben bedingt, unregelmässig (Taf. XXX, Fig. 10), oft länglich, wobei dann immer die Zellen mit ihrem längsten Durchmesser quer an die Länge der knorpeligen Skelettheile zu liegen kommen. Oft sind sie sehr regelmässig in quere Reihen, die durch dickere Septa von einander getrennt sind, geordnet (Taf. XXX, Fig. 9).

---

1) Die manchmal mit einander verschmolzen sind.

2) „An diesen dünnen Grundsubstanzscheidewänden kann man in der That keine weitere Zusammensetzung erkennen, sie erscheinen am Durchschnitte wie einheitliche Balken ohne Grundsubstanz." Anderswo schreibt er: „Die spärliche Intercellularsubstanz bildet demnach beim Kiemenknorpel in ihrer Gesammtheit ein einfaches zelltrennendes Wabenwerk, in dessen Alveolen die nackten Knorpelzellen gelegen erscheinen."

Wie in den gewöhnlichen hyalinen Knorpeln liegen auch hier die von einer Mutterzelle abstammenden Zellen näher an einander (isogene Gruppen Renaut's, 78). Die Septa zwischen solchen Zellen sind natürlich viel dünner als jene zwischen den ganzen Gruppen der Zellen (Taf. XXX, Fig. 10). Da der Bau jener Septa, wie gesagt wurde, nicht immer deutlich ist, haben jene dickeren oft einen grossen Theil des Knorpels (immer quer, oft durch seine ganze Dicke) durchlaufenden Septa an Carminpräparaten das Aussehen von elastischen Fasern und wurden auch von Bujor (90 pag. 27) irrthümlich für solche gehalten.

Die nach aussen gewendeten Wände der Randzellen sind gewöhnlich dicker als die ganzen inneren Septa des Knorpels; sie bilden dann eine feste Kapsel um den ganzen Knorpel herum. Dies ist besonders gut an Querschnitten durch die Kiemenkorbknorpeln des Ammocoetes oder an der Riechkapsel von Petromyzon (Planeri) zu sehen[1], in den knorpeligen Strahlen der Schwanzflosse von Petromyzon ist die äussere Wand der Randzellen dagegen immer dünn (Taf. XXX, Fig. 9).

Die am Rande liegenden Zellen sind entweder von demselben Baue und Grösse wie die inneren Zellen (Taf. XXX, Fig. 9), oder sie sind, wie es hauptsächlich bei erwachsenen Thieren zu sehen ist, klein und stark abgeplattet (Taf. XXX, Fig. 10); in diesem Falle bilden diese kleinen Zellen selbst eine festere Kapsel um den übrigen Knorpel herum (Kiemenkorbknorpel von Petromyzon fluviatilis).

Gegen seine Umgebung ist der fertige blau sich färbende Knorpel[2], wie schon angedeutet wurde, bis auf verhältnissmässig wenige Ausnahmen bei erwachsenen Thieren immer sehr scharf begrenzt.

Von aussen ist der Knorpel von etwas dichterem fibrösen Bindegewebe umgeben, das als perichondrales Bindegewebe (Perichondrium) bezeichnet werden kann (Taf. XXX, Fig. 10 *P*). Bei erwachsenen Thieren (Petromyzon, Myxine) finden wir ein-

---

1) Schaffer's (96 b, pag. 628) „Saum von Grundsubstanz".

2) Ueberall wo im Texte von einem blau sich färbenden Knorpel oder (weiter unten) Fasern die Rede ist, wird die Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin gemeint.

zelne Stellen, wo der Knorpel direkt an die Füllgewebe des Körpers grenzt. An solchen Stellen finden wir Uebergänge von den Bindegewebszellen zu den Knorpelzellen, von denen wir später ausführlicher reden werden. Auch können — wie in der Schwanzflosse — einzelne Partien des Knorpels von allen Seiten von einem Füllgewebe umgeben sein, solche haben sich, wie wir sehen werden, immer aus diesem postembryonal entwickelt.

Was die mikrochemischen Reaktionen des eben beschriebenen Knorpels betrifft, so kann ich, übereinstimmend mit den Befunden Schaffer's (95) am Ammocoetes, angeben, dass die Septa zwischen den Zellen sich so verhalten wie die Knorpelkapseln und die Grundsubstanz in dem gewöhnlichen hyalinen Knorpel anderer Thiere.

Mit Hämalaun (Schaffer, 96 b), Delafield'schem Hämatoxylin, mit Bleu de Lyon und mit Methylenblau färben sie sich intensiv violett resp. blau, die übrigen Farben nehmen sie nur wenig an. So werden z. B. mit Eosin oder Congoroth nur die Partien am Rande, die an das ebenfalls stark sich färbende Bindegewebe angrenzen gefärbt. An Carmin- oder Cochenille-Präparaten hat der Knorpel eine gelbliche Farbe und wieder nur die Septa der am Rande liegenden Zellen färben sich etwas roth.

Die chemische Constitution des Knorpels kann, nach den mikrochemischen Reaktionen zu schliessen, dieselbe sein, wie die der gewöhnlichen hyalinen Knorpel höherer Thiere.

Oft gehen einzelne Partien, Gruppen von Zellen oder nur einzelne Zellen des „blauen“ Knorpels in einen gelben über, so etwas geschieht jedoch nur bei erwachsenen Thieren von Myxine und Petromyzon. Wo wir an den Rändern solcher Knorpel jene Uebergänge sehen, müssen wir jedoch immer auch an eine Apposition eines gelben Knorpels an den blau sich färbenden, die von dem Perichondrium ausgeht, denken.

Schaffer redet von jenen Uebergängen nicht, er betrachtet, nach pag. 630 seiner Arbeit zu schliessen, beide Knorpelarten für selbständige Gewebsformen. Was er in dieser Beziehung sagt [1]), hat natürlich nur für den Ammocoetes Gültigkeit.

1) Er schreibt, wie es auch beim Ammocoetes wirklich ist, nur von Grenzen beider Knorpelarten, an denen sie ihre Charaktere behalten. Vergl. seine Taf. XXVIII, Fig. 26.

Es existirt auch ein anderer, dem hyalinen ähnlicherer Knorpel bei dem Petromyzon, dessen Knorpelkapseln sich blau färben und dessen intensiv blaue Fasern enthaltende Grundsubstanz auch die blaue Hämatoxylinfärbung annimmt (Taf. XXX, Fig. 16). Da dieser Netzknorpel jedoch nur an Uebergangsstellen zu dem Bindegewebe und da nur in geringer Ausdehnung auftritt, werden wir ihn erst später unter den Uebergangsformen des Knorpels beschreiben.

Bei dem *Ammocoetes* baut der blau sich färbende Knorpel den Kiemenkorb und die knorpelige Kapsel des Geruchsorganes. Das Skelett der Schwanzflosse beginnt sich zwar auch schon in älteren Ammocoeten zu bilden, sein ebenfalls zu diesem Typus gehörender Knorpel ist jedoch erst in geschlechtsreifen Thieren gut entwickelt zu finden.

Zwischen den gewöhnlichen Zellen liegen in dem betreffenden Knorpel beim Ammocoetes öfters vereinzelt hie und da „riesige Knorpelzellen", deren Grösse um das fünffache oder noch mehr die der gewöhnlichen Zellen übertrifft[1]. Ihr Kern oder ihre Kerne, denn oft sind deren zwei vorhanden, sind auch entsprechend gross. In dem Plasma dieser Zellen liegen dicht an den Wänden der Zelle runde, mit Cochenille oder Picrocarmin stark färbbare Körnchen, deren Bedeutung mir nicht klar ist (Taf. XXX, Fig. 10).

Beim *Petromyzon* (Planeri und fluviatilis) baut der blau sich färbende Knorpel dieselben Skelettheile wie bei Ammocoetes auf; weiter finden wir einzelne neugebildete Theile dieses Knorpels in der Zunge und in dem hintersten Theile des Primordialcraniums zu beiden Seiten der Chordaendigung. In der Wirbelsäule ist er überhaupt nicht vertreten, dagegen bildet er fast allein das knorpelige Skelett der Schwanzflosse.

Die alten Theile des blau sich färbenden Knorpels sind etwas grösser geworden durch einen Zuwachs aus dem Perichondrium, der sich auch bei ausgewachsenen Thieren in dem Vorhandensein einer äusseren Zone von abgeplatteten Zellen und von Uebergangszellen (Taf. XXX, Fig. 15) kund giebt. Bei Petromyzon fluviatilis ist der Rand des Riechkapselknorpels und

1) Solche riesige Zellen habe ich einmal auch in dem gelben Knorpel von Petromyzon gefunden.

hie und da auch des Kiemenknorpels in einen gelben Knorpel umgewandelt.

Jene riesigen Knorpelzellen finden wir auch bei Petromyzon, doch sind ihre Kapseln hier sehr oft gelb, manche von ihnen besitzen bis 5 Kerne.

Die Strahlen der Schwanzflosse bestehen aus einem besonders schönen, blau sich färbenden Knorpel, dessen Zellen quer zu der Länge der Strahlen ausgezogen und in regelmässigen Reihen angeordnet sind (Taf. XXX, Fig. 9). Die Spitze der Strahlen am Rande der Flossen wird durch eine einzige Reihe von Knorpelzellen gebildet (Taf. XXX, Fig. 8). Das Perichondrium der Strahlen ist sehr stark, es ist von einer Fascie gebildet.

In dem Skelette der *Myxine glutinosa* bildet der blau sich färbende Knorpel das Skelet des Riechorganes: die Kapsel desselben und die Ringe des Nasenganges, weiter die knorpeligen Stützen der Fimbrien, die obere Partie der Intertrabecula. Sonst finden wir nur kleinere Parthien dieses Knorpels aussen an der Ohrkapsel, an den basalen Knorpeln des Craniums und an verschiedenen Stellen, wo das Bindegewebe in einen gelben Knorpel übergeht. Ueber die Verbreitung der einzelnen Knorpelarten kann man sich übrigens gut an den Abbildungen in der Monographie Parkers (82) belehren, an welchen beide Knorpelarten mit verschiedenen Farben bezeichnet sind.

Der betreffende Knorpel zeigt bei der Myxine nie so rein den Typus des Parenchymknorpels wie bei den Petromyzonten, die Grenzen der Kapseln sind da z. B. nicht immer sichtbar (Taf. XXXI, Fig. 6). Man kann sehr oft in den Septen zwischen den blau sich färbenden Knorpelkapseln eine spärliche gelbe Grundsubstanz entdecken; so was findet man z. B. in den Knorpeln der Schwanzflosse, welche man in Folge dessen nicht mit Sicherheit zu diesem oder jenem Knorpeltypus rechnen kann. Die Eintheilung in jene zwei Typen ist ja endlich doch nur künstlich.

Viel häufiger als bei Petromyzon geht bei der Myxine der blau sich färbende Knorpel in einen gelben über.

2. Der gelbe Knorpel.

Dieser Knorpel hat bei den Petromyzonten meist ausgesprochen den Habitus eines Parenchymknorpels mit sehr spär-

licher Grundsubstanz und deutlichen Knorpelkapseln [1]) (Taf. XXX, Fig. 5), während er bei der Myxine, wo die Knorpelkapseln meist undeutlich sind, gewöhnlich zu dem Typus des wirklichen Hyalinknorpels gerechnet werden muss (Taf. XXXI, Fig. 1, 2). Er ist dadurch charakteristisch, dass seine Knorpelkapseln und seine Grundsubstanz sich mit Hämatoxylin, Hämalaun (Schaffer am Ammocoetes!) und mit Methylenblau nicht färben, sondern dass sie an so gefärbten Präparaten gelb erscheinen; nur bei der Myxine nehmen hie und da die Knorpelkapseln dieses Knorpels, wenn sie überhaupt erhalten sind, die blaue Hämatoxylinfarbe auf [2]).

Erst bei einer starken Färbung mit Hämatoxylin färbt sich die Grundsubstanz, nie dagegen die Kapseln, schwach violett (Petromyzon) oder grünlich (Myxine, Taf. XXXI, Fig. 4). Auch an mit Picrocarmin, Carmin oder Cochenille gefärbten Präparaten sind die Septa zwischen den Zellen gelb, und zwar viel intensiver gelb als die des ersteren Typus des Knorpels, sonst lassen sich an solchen Präparaten beide Knorpelarten kaum von einander unterscheiden.

Mit Bleu de Lyon färben sich die Septa besonders die Kapseln stark blau, mit Eosin, Congoroth oder Nigrosin färben sich intensiv die von Schaffer gefundenen inneren Zonen der Knorpelkapseln, die äussere Zone überhaupt nicht, nur schwach die Grundsubstanz [3]) (Taf. XXX, Fig. 12, Petromyzon, Eosinfärbung).

Nach dem beschriebenen mikrochemischen Verhalten des Knorpels muss man an eine von dem blau sich färbenden Knorpel

1) Schaffer (96 b, pag. 622) erklärt diesen Knorpel (Schädelknorpel des Ammocoetes) für einen gewöhnlichen Hyalinknorpel: „was am frischen Knorpel als dicke Kapsel der Zelle erscheint, muss bereits als ein Analogon eines Zellterritoriums aufgefasst werden."

2) Es sind das aber höchstwahrscheinlich nur Homologa der inneren Zone der Knorpelkapsel einiger Knorpel der Petromyzonten, die sich, wie wir sehen werden, auch da stärker färbt.

3) Schaffer (96 b, pag. 621) zeigte zuerst, dass beim Ammocoetes die Kittsubstanz (meine Grundsubstanz) durch Eosin sich färben lässt, ich finde an meinen Präparaten dieses Verhalten am besten in den Partien am Rande mancher (der Lippen-) Knorpel, wo die Grundsubstanz auch in das Bindegewebe überzugehen scheint und sich stark roth färbt (Taf. XXX, Fig. 2). Daselbst bleiben die Knorpelkapsel gelblich mit Ausnahme einer nicht immer scharf begrenzten inneren Zone, die sich intensiver roth färbt.

etwas verschiedene chemische Constitution seiner Kapsel und Grundsubstanz denken; besonders die verschiedene Reaktion der Kapseln und der Grundsubstanz ist interessant. Auf diese mich stützend kann ich bei der Auffassung der Knorpelkapseln als solcher trotz der Einwände Schaffers bleiben. Dass sich in einigen Fällen in der Knorpelkapsel eine innere, mit Eosin intensiv roth sich färbende Zone zeigt, während bei Petromyzon die übrige Knorpelkapsel ungefärbt bleibt (Taf. XXX, Fig. 2 rechts: vom Rande eines sog. Lippenknorpels), kann doch nicht gegen meine Deutung zeigen; jene innere Zone kann ja, wie die betreffende Abbildung zeigt, auch in den anderen Theil der Kapsel nur allmählich ohne Grenzen übergehen. Beim Ammocoetes, dessen Knorpel ich in dieser Beziehung weniger untersucht habe, soll auch jene innere Zone, wie man nach den Angaben Schaffer's (96 b, pag. 621, Taf. XXVII, Fig. 10, 13) schliessen kann, regelmässig vorkommen. Gerade diese innere Zone allein hält Schaffer für ein Homologon der wirklichen Knorpelkapsel anderer Hyalinknorpel. Bei der Myxine wandelt sich in den meisten Fällen die Knorpelkapsel in eine Grundsubstanz um, da wir von ihr gewöhnlich nichts wahrnehmen können. Manchmal sehen wir hie und da doch eine blau sich färbende dünne Knorpelkapsel, das ist vielleicht jene hier allein erhalten gebliebene innere Zone der ursprünglichen Knorpelkapsel, die jetzt allein die Rolle einer Knorpelkapsel übernommen hat.

Eine Knorpelkapsel ist eigentlich nichts anderes als ein besonders begrenzter festerer Saum von Grundsubstanz, der sich um eine Zelle als eine Hülle derselben durch Ausscheiden aus derselben bildet. Die wirkliche Grundsubstanz zeigt keine Beziehungen zu den einzelnen Zellen. Dass die äusseren Grenzen der Kapseln gegen die übrige Grundsubstanz schwinden können und jene in diese übergehen können, zeugt davon, dass sie von einander chemisch nicht weit entfernt sind. Es ist wahrscheinlich, dass, wenn sich die eine Kapsel in die Grundsubstanz umgewandelt hat, dass sich dann von der Oberfläche der Zelle aus wieder eine andere bilden kann; daraus muss man schliessen, dass alle Knorpelkapseln streng genommen nicht einander homolog sind [1].

---

1) Diese Auffassung würde sich vielleicht mit der Schaffers decken, der bereits sagt, dass die Knorpelkapseln des Ammocoetes der

Der gelbe Knorpel findet sich bei dem *Ammocoetes* in den Trabeculae cranii und Ohrkapseln. Er hat in den ersteren den Charakter eines Parenchymknorpels und unterscheidet sich somit an Carminpräparaten nur wenig von den blau sich färbenden Knorpeln. In den Ohrkapseln sind, wie ich meistens finde, die Wände der Zellen verdickt und die Grenzen der Kapseln oft verschmolzen (Taf. XXX, Fig. 3), ein anderesmal sind, wie es Schaffer l. c. Taf. XXVII, Fig. 7 zeichnet, die Grenzen der Knorpelkapseln ganz deutlich.

Der gelbe Knorpel des Ammocoetes wächst hauptsächlich durch Theilung seiner Zellen (Intussusception) auf eine Weise, die Schaffer (pag. 623) ausführlicher beschreibt.

Wie bei dem „blauen" Knorpel, kann man auch hier das den Knorpel umgebende etwas dichtere Bindegewebe als ein Perichondrium auffassen.

Der gelbe Knorpel der entwickelten *Petromyzonten* (Petromyzon Planeri und fluviatilis), ist ein Parenchymknorpel mit sehr spärlicher Grundsubstanz; nur seine festere Randzone, die durch kleinere Zellen und eine grössere Menge von Grundsubstanz ausgezeichnet ist, macht vielleicht eine Ausnahme: eine solche fehlt dem Ammocoetes, sie ist durch Neubildung aus den Perichondrien entstanden. Nur in seltenen Fällen (P. Planeri!) nimmt der ganze Knorpel den Charakter eines Hyalinknorpels an (Taf. XXX, Fig. 4).

Wir finden hier bei dem Petromyzon wieder die „gelben" Trabeculae cranii und die „gelben" Ohrkapseln; weiter bestehen hier alle die knorpeligen Theile des Skelettes, die sich während der Metamorphose ausgebildet haben aus diesem Knorpeltypus, vielleicht mit einziger Ausnahme des Skelettes der Schwanzflosse, das übrigens auch schon bei dem Ammocoetes angelegt wird.

Wir müssen bei Petromyzon also „alte" und „neue" Knorpel unterscheiden.

An den „alten" Knorpeln bemerken wir zuerst ihre etwas grösseren Dimensionen, die gewöhnlich durch Theilung der Zellen,

Grundsubstanz anderer Knorpel (der Myxine z. B.?) homolog sind. Die Knorpelkapsel dieser sind also neuere Bildungen? Daraus folgt jedoch nicht, dass man den Charakter der Knorpelkapsel des Ammocoetes als solcher negiren sollte, wie es Schaffer thut.

die jetzt oft in Gruppen liegen, oder auch durch Zunahme der Grundsubstanz entstanden sind (Taf. XXX, Fig. 4: Trabeculae cranii von P. Planeri). Sonst bemerken wir an der Oberfläche der „alten“ Knorpel (Trabeculae, die Ohrkapsel dagegen nicht immer) jene Schichte kleiner abgeflachter Zellen, die von einer Zunahme des Knorpels von Seiten des perichondralen Bindegewebes zeugt. Die Grenze eines alten Knorpels gegen sein Perichondrium ist in geschlechtsreifen Thieren immer schon meist scharf und gerade.

Wo bei Petromyzon in der Nachbarschaft des alten Knorpels (eigentlich können hier unter solchem nur die Trabeculae cranii gemeint werden) im Anschluss an diese sich neue Knorpelmassen ausgebildet haben, sind sie gegen jene durch eine oft scharfe Grenze begrenzt (Taf. XXX, Fig. 4), oder es ist schon aus der Anordnung der Zellen sichtbar, dass jene Theile nicht durch Herauswachsen aus den bereits bestehenden, sondern durch Neubildung aus dem dichten Bindegewebe in der Nähe der Knorpel (aus der bindegewebigen Gehirnkapsel, die bei dem Ammocoetes sich dorsal an die Trabeculae ansetzt) entstanden sind. Schaffer (96 b, pag. 650) giebt an, dass zwischen den alten und neuen Knorpeltheilen eine breitere Zone von Grundsubstanz zu finden ist (l. c. Fig. 29), an meinen Präparaten finde ich eine solche nicht; auch wenn er sagt, dass der neugebildete Knorpel im Unterschiede zu dem larvalen „durchwegs kleinzellig“ ist, kann ich nicht mit ihm übereinstimmen (Taf. XXX, Fig. 4; vergleiche auch Kaensche (90, Taf. XX, Fig. 24); dieser Forscher redet schon von dieser Sache).

Ausser aus einem solchen dichten fibrösen Bindegewebe (einer Fascie) bilden sich während der Metamorphose die meisten Knorpelmassen des definitiven Skelettes, wie schon Schneider (78) erkannt und beschrieben hat, aus dem sogen. „Schleimknorpel“ und auch aus anderen Bindegewebsarten.

Ueber diese Bildungsweise des Knorpels während der Metamorphose wird erst später ausführlicher gehandelt; hier bemerken wir nur, dass zwischen den aus verschiedenen Bindegewebsarten gebildeten Knorpeln überhaupt keine Unterschiede existiren, wie wir solche auch zwischen den „alten“ und „neuen“ Knorpeln nicht finden können.

Den charakteristischen Bau eines gelben (und zwar aus

dem „Schleimknorpel" gebildeten) Knorpels (Lippenknorpels) von Petromyzon fluviatilis zeigen unsere Fig. 1 und 5, Taf. XXX [1]. Die erstere zeigt eine Partie aus dem Centrum des Knorpels, an dem man sehen kann, dass der parenchymatöse Knorpel nur äusserst wenig Grundsubstanz und nur dort, wo mehrere Zellen aneinander grenzen, besitzt. Bei einer schwachen Vergrösserung erscheint an mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten diese Partie des Knorpels blau, da die blau sich färbenden grossen Körper der Zellen die gelbe Farbe der Septen verdecken. Am Rande eines Querschnittes durch den betreffenden Knorpel sehen wir, wie die Fig. 1 u. 2 [2], Taf. XXX zeigt, eine feste Randzone eines wirklichen Hyalinknorpels mit kleinen abgeplatteten Zellen und reichlicherer Grundsubstanz zwischen den meist sehr deutlichen Knorpelkapseln (Fig. 2). Gegen das Perichondrium ist diese Randzone, wie unsere Abbildung (Fig. 1) zeigt, scharf begrenzt, hie und da, wo der Knorpel noch weiter wächst, sehen wir Uebergangszellen zu dem Bindegewebe; solche zeichne ich auf der Fig. 7, Taf. XXX. Diese Randzone ist während der Metamorphose aus dem Perichondrium, in unserem Falle dem Perichondrium eines Schleimknorpels entstanden [3].

Als besonders abweichende Formen des gelben Knorpels können wir z. B. eine, die ich an der Basis des primordialen Craniums (zwischen den Trabeculae) bei Petromyzon Planeri finde, bezeichnen. Dieselbe besteht aus besonders kleinen Zellen, zwischen denen zahlreiche Bindegewebsfasern in allen Richtungen verlaufen; es ist das ein wirklicher „gelber" Faserknorpel. Wahrscheinlich handelt es sich um einen noch nicht fertigen gewöhnlichen „gelben" Knorpel, da ich bei Petromyzon fluviatilis etwas ähnliches nicht finden kann.

Bei der *Myxine glutinosa*, von der ich nur grosse Thiere untersuchen konnte, bestehen unter vielen anderen Theilen des

---

1) Diese Knorpelart wurde in der Literatur mehrmals beschrieben und abgebildet, so von Leydig, Renaut, Rawitz und Schaffer.

2) Auf der Fig. 1 sind nur die von Schaffer gefundenen inneren Zonen der Knorpelkapseln deutlich eingezeichnet!

3) Auf den verschiedenen Ursprung des centralen und der Randzone des Knorpels (nur der aus dem Schleimknorpel gebildeten Partien?) weist Schaffer hin (96 b, pag. 647).

Skelettes wieder die Trabeculae cranii und die Ohrkapsel aus der gelben Knorpelart. Sonst ist der gelbe Knorpel, wie wir an den Figuren Parkers (78) sehen können, im Körper sehr verbreitet.

Der gelbe Knorpel sieht hier etwas anders aus als bei den Petromyzonten. Die Kapseln der Zellen sind in den meisten Fällen normal überhaupt nicht sichtbar (Taf. XXXI, Fig. 1, 2) ein anderesmal, hie und da färben sie sich blau, während die Grundsubstanz gelb bleibt; auf diese Weise werden Uebergänge von dem „blauen“ Knorpel zu diesem vermittelt. An den Rändern der Knorpel finden wir vielleicht immer an Hämatoxylinpräparaten einen oft intensiv blau sich färbenden Saum (Taf. XXXI, Fig. 3, 4) und auch sonst, wie gesagt wurde, färbt sich die Grundsubstanz bei nur etwas längerer Einwirkung der Farbe grünlich (Taf. XXXI, Fig. 4) leichter als bei Petromyzon.

Die Zellen sind verhältnissmässig kleiner als bei Petromyzon und liegen mehr oder weniger weit von einander (Taf. XXXI, Fig. 1, 2). Sie sind abgerundet, meist von ovaler Form, da hier bei den weiter von einander liegenden Zellen der gegenseitige Druck wegfällt. Der Knorpel muss hier vielleicht immer für einen wirklichen Hyalinknorpel gehalten werden, steht also höher als der der Petromyzonten.

Im Centrum der Knorpel liegen die Zellen oft näher an einander als am Rande, ein anderesmal wieder liegen die Zellen überall gleich weit von einander.

Die Zellen an der Peripherie sind entweder gleich gross (z. B. in der Ohrkapsel) oder kleiner, entweder abgeplattet oder von derselben Form wie die inneren (Taf. XXXI, Fig. 4). Eine solche besondere Randzone wie wir sie bei dem Petromyzon sahen, ist hier bei der Myxine nicht zu finden.

Die Grenze des gelben Knorpels gegen seine Umgebung ist, ausgenommen dort, wo er an den blau sich färbenden grenzt, immer sehr scharf, besonders durch die oben erwähnte dunklere Färbung der Ränder und da, wo die Randzellen gross sind. Ein mehr weniger deutliches „Perichondrium“, wenn es diesen Namen verdient, ist überall vorhanden.

Ueber den *feineren Bau der Zellen* des Knorpels, sowohl der Petromyzonten wie der Myxine, werde ich hier nur wenig angeben.

Bei dem Petromyzon sieht man an gut conservirten Präparaten in dem gelben Knorpel (Taf. XXX, Fig. 5) eine sehr deutliche fibrilläre Struktur des Plasmas, das den ganzen Raum der Knorpelkapseln ausfüllt und sich gewöhnlich an Präparaten von den Wänden nicht abzieht. In dem Plasma liegen an verschiedenen Stellen, oft an der Peripherie der Zelle, kleine stark färbbare Körperchen, die manchmal von unregelmässiger Form, ein anderes Mal rund und grösser sind; sie sind immer homogen, bei der Myxine fehlen sie.

Jede Zelle bei dem Ammocoetes und der Myxine hat einen bei Petromyzon in dem gelben Knorpel normal zwei Kerne; nur seltener finden wir hier auch nur einen oder anderswo deren 3—5, gewöhnlich in einer Gruppe liegend (Taf. XXX, Fig. 5). Kerntheilungen habe ich nicht gefunden, doch handelt es sich in den mehrkernigen Zellen sicher nur um Resultate von Kernfragmentirungen (Amitose), ähnlich wie wir in einem später zu besprechenden Gewebe (dem Vorknorpel der Myxine) direkt beobachten konnten (Taf. XXXI, Fig. 14).

In der neuesten Zeit berichtet Schaffer (96) von dem Befunde von Centrosomen in den Knorpelzellen von Myxine.

II. Die postembryonale Bildung des Knorpels aus den verschiedenen Bindegewebearten des Körpers.

Ueber die Bildung des Knorpels in dem embryonalen Leben aus embryonalen Geweben will ich hier nicht sprechen; Fragen wie jene, ob die Knorpel des Kopfes einen mesenchymatösen oder ectodermalen Ursprung, wie manche Forscher wollen, haben und ähnliche werde ich hier nicht direkt berühren, nur die Entwickelung des Knorpels im postembryonalen Leben aus bereits mehr weniger differenzirten Geweben wird uns hier interessiren.

In dem Ammocoetesstadium der Petromyzonten finden wir vielleicht keine oder eine nur spärliche Neubildung des Knorpels aus dem Bindegewebe, eine rege Bildung dieses Gewebes findet dagegen während der Metamorphose aus der Larve zu dem geschlechtsreifen Thiere statt. Das ganze Skelett des Thieres erfährt wichtige Umänderungen während dieser Zeit. Die histo-

genetischen Prozesse die in dieser Zeit geschehen, erinnern an einen acuten pathologischen Prozess. Einzelne Spuren von der Neubildung des Knorpels finden wir auch im entwickelten Thier, denn auch hier entwickelt sich der Knorpel hie und da „chronisch“ weiter. Auch in den entwickelten Thieren von Myxine, die doch keine solche Metamorphose wie der Petromyzon durchzumachen hat, finden wir noch an vielen Stellen verschiedene Stadien einer postembryonalen Knorpelbildung.

Die Cyclostomen sind ein besonders günstiges Material, an dem wir diese postembryonale Bildung des Knorpels studiren können, denn bei anderen Thieren bildet sich der Knorpel fast ausschliesslich in früheren Stadien der Entwickelung. Bei den Cyclostomen finden wir weiter eine sehr grosse Mannigfaltigkeit in dieser Neubildung des Knorpels; verschiedenste Formen von Bindegewebe können sich in einen Knorpel umwandeln. So bilden sich z. B. einzelne Partien des knorpeligen Skelettes aus dem festen fibrösen Bindegewebe der Fascien, anderswo bildet sich wieder der Knorpel aus einem Füllgewebe, das manchmal sogar wie ein Fettgewebe aussieht oder aus jenem Gewebe, das von Schneider unter dem Namen „Schleimknorpel“ beschrieben wurde. Von verschiedenen Geweben, die wir weder zu diesem noch zu jenem Typus rechnen können, ist uns hier nicht möglich zu reden.

Der blau sich färbende wie der „gelbe“ Knorpel bilden sich auf eine sehr ähnliche Weise aus den Zellen der verschiedenen Bindegewebe; aus einem dieser entsteht öfter der blau sich färbende, aus einem anderen wieder öfter der „gelbe“ Knorpel. Oft sehen wir auch an den Präparaten Bilder, aus denen wir schliessen müssen, dass sich an den betreffenden Stellen zuerst ein blau sich färbender Knorpel bildet, und erst aus diesem der gelbe secundär entsteht.

Aus dem *festen fibrösen Bindegewebe* (den Fascien) entwickelt sich fast ausschliesslich der gelbe Knorpel. Dieses Bindegewebe bildet die Perichondrien jener Knorpel und die festere Randzone desselben wächst, wie wir gesagt haben, durch Umwandlung der Zellen desselben in Knorpelzellen, also durch Apposition (Schaffer). Solche Uebergangszellen sind an manchen Stellen in grosser Anzahl zu finden, sie sehen ganz so

aus wie die an der Fig. 7, Taf. XXX gezeichneten, von denen wir weiter unten sprechen werden [1]).

Weiter bildet jenes Bindegewebe verschiedene wirkliche Fascien in dem Körper, ein bindegewebiges Skelett desselben (im Ammocoetes besonders). Unter diesen Fascien werden uns besonders jene, die die bindegewebige Gehirnkapsel und jene, die die Röhre, in der das Rückenmark gelegen ist, bilden, interessiren [2]). Aus der ersten bilden sich während der Metamorphose einzelne Theile des primordialen Craniums von Petromyzon [3]), besonders seine lateralen Theile, die basalen Trabeculae cranii und andere Theile stammen bekanntlich aus der embryonalen Zeit. Aus der Wand der letzteren entwickeln sich zum Theil wenigstens die beim Petromyzon nur ganz rudimentären Wirbelbogen.

Die Bildung des gelben Knorpels der lateralen Partien des Craniums kann man sehr gut auch an Präparaten von geschlechtsreifen Petromyzonten beobachten, wenn uns gerade keine Stadien der Metamorphose zur Disposition sind. Besonders am oberen Rande derselben entwickelt sich der Knorpel in alten Thieren hie und da weiter.

Von den Zellen des festen Gewebes der Fascie sehen wir an gewöhnlichen Präparaten fast nur die Kerne; ihre Körper sind sehr klein und zwischen den mächtigen Bindegewebsfasern eingeklemmt. Dort, wo sich der Knorpel bildet, sehen wir manche Bindegewebszellen, die etwas grössere Dimensionen haben, ferner andere, die bereits eine Zellmembran aus „gelber" Knorpelsubstanz ausgeschieden haben (Taf. XXX, Fig. 7) und endlich wirkliche gelbe Knorpelzellen, die sich zu einer Knorpelmasse anordnen. Die Bindegewebsfasern gerathen am Anfange der Knorpelbildung weiter von einander und werden endlich zwischen den dicht an einander anliegenden Knorpelzellen ganz aufgelöst, an ihrer Stelle entwickelt sich zwischen den Zellen, aber erst später, die Grundsubstanz des Knorpels [4]).

1) Die Bildung des Knorpelgewebes aus den Perichondrien spielt auch bei höheren Wirbelthieren und besonders bei Regenerationen eine wichtige Rolle. Vergleiche in dieser Beziehung Schwalbe (78) und Sieveking (91) u. andere Arbeiten.

2) Sonst gehört z. B. auch das feste Corium der Haut hierher.

3) Wie schon auf pag. 618 erwähnt wurde.

4) Die von Schaffer (96 b) Taf. XXVII, Fig. 11 gezeichnete

Die Oberfläche der Kapseln der sich bildenden noch isolirt liegenden gelben Zellen ist nicht glatt sondern immer höckerig und in der Nähe derselben und zwischen ihnen liegen gewöhnlich massenhaft kleine gelbe Körnchen und faserige Massen; es scheint, als ob die gelbe Knorpelsubstanz sich nicht nur an der Oberfläche der Zellen, sondern auch in einer Entfernung von diesen auflagerte; von der Bedeutung der Fasern wird später die Rede sein.

Die Bildung der Wirbelbogen konnte ich an geschlechtsreifen Exemplaren von Petromyzon nicht direkt beobachten, doch auch diese bilden sich zum Theil wenigstens aus dem dichten fibrösen Bindegewebe der Fascie [1]) auf eine ähnliche Weise, wie gerade beschrieben wurde. Aus ihrer Lage in der Fascie und aus dem Vorhandensein von gelegentlich in den Perichondrien isolirt liegenden Zellen können wir darauf schliessen; ihre untere Hälfte bildet sich, worauf wir später zurückkommen werden, aus einem Füllgewebe.

Der blau sich färbende Knorpel entwickelt sich äusserst selten aus einem solchen festen Bindegewebe, nur von dem perichondralen Gewebe kann ein Zuwachs stattfinden, wie hie und da zu findende Uebergangszellen zeigen (Taf. XXX, Fig. 15). An dem Knorpel des Kiemengerüstes (P. fluviatilis) beobachtete ich auch den Zuwachs eines gelben Knorpels aus dem Perichondrium.

Der blau sich färbende Knorpel bildet sich hauptsächlich aus einem Füllgewebe; bei der Myxine aus einem lockeren Bindegewebe, bei dem Petromyzon nur selten aus einem solchen, oft dagegen aus einem blasigen fetthaltigen Bindegewebe.

Was das erstere, das *lockere Bindegewebe* betrifft, so ist ein solches bei Petromyzon in der Schwanzflosse entwickelt, und hier entstehen aus ihm die knorpeligen Strahlen (ihre Enden wenigstens); sonst findet es sich hie und da im Kopfe des Ammocoetes und geht da in den „Schleimknorpel“ über [2]).

und pag. 624 beschriebene Knorpelbildung ist wahrscheinlich eine solche, von der ich eben geredet habe. Da S. die Existenz von Knorpelkapseln nicht annimmt, sieht er den ganzen Entwicklungsvorgang in einem anderen Lichte als ich.

1) Deren obere Partie.

2) Durch die feste chondrinhaltige Grundsubstanz und vielleicht noch eine regelmässigere Anordnung der Elemente unterscheidet sich dieser von jenem.

Dieses Gewebe ist durch nackte oder wenigstens einer deutlicheren Zellmembran entbehrende Zellen die feine fadenförmige Fortsätze besitzen und weit von einander liegen, charakterisirt. Zwischen den Zellen verlaufen in verschiedenen Richtungen feine Bindegewebsfasern. (Die Taf. XXXI, Fig. 6 zeigt ein solches Gewebe, die Fortsätze der gewöhnlichen Zellen sind an der citirten Abbildung jedoch nicht zu sehen.)

Bei dem Petromyzon konnte ich die Knorpelbildung aus diesem Gewebe nicht verfolgen, gut dagegen bei der Myxine, wo es besonders im Kopfe weit verbreitet ist.

An einigen Stellen können wir bei diesem Thiere sehen, dass die blau sich färbenden Knorpel, die sonst von einem festen perichondralen Bindegewebe begrenzt sind, statt an ein solches direkt an das lockere Füllgewebe grenzen. Solche Stellen, die uns hier interessiren werden, finden wir bei der Myxine besonders an den Knorpeln des Tentakelapparates, in der Nähe deren Basis, und auf diese wird sich folgende Beschreibung beziehen. An solchen Stellen ganz in der Nähe der Oberfläche des Knorpels finden wir zwischen den gewöhnlichen Zellen des Bindegewebes, denen, wie gesagt wurde, eine besondere Zellmembran fehlt, einzelne meist spindelförmige mit einer (mit Hämatoxylin) blau sich färbenden Hülle versehene und an ihren Enden in zwei ebenfalls blau sich färbende lange Fasern auslaufende Zellen (Taf. XXXI, Fig. 6). Wir haben da wirkliche Bindegewebszellen vor uns, deren Fortsätze ebenfalls wahrscheinlich verknorpelt sind. Um einen umgekehrten Process, um Bildung des Bindegewebes aus dem Knorpel, kann es sich doch nicht handeln.

Während diese Zellen spindelförmig und verhältnissmässig dickwandig waren — sie waren eher den Uebergangszellen aus einem fibrösen Bindegewebe in einen Knorpel ähnlich (vergl. mit Taf. XXX, Fig. 15) — sind andere weiter von dem Knorpel in dem lockeren Bindegewebe liegende Zellen von abgerundeter Form (Taf. XXXI, Fig. 7) mit mehr oder weniger dicker blau sich färbender Membran und haben mehrere ebenfalls verknorpelte (?) Fortsätze. Wieder andere an solchen Stellen zu findende Zellen erinnern durch ihre Form, Grösse und Mangel von Fortsätzen an Fettzellen, die in dem Füllgewebe der Cyclostomen (besonders des Petromyzon) überall zu finden sind (Taf. XXXI, Fig. 6 rechts).

Die Zellen liegen entweder weiter von einander oder in Gruppen (Fig. 7), oder bilden grössere Knorpelmassen. Eine Grundsubstanz entwickelt sich zwischen ihnen erst später.

Besonders interessant sind jene wahrscheinlich „verknorpelten" fadenförmigen Fortsätze der Zellen, von deren Existenz wir oben berichteten; sie verdienen, dass wir uns mit ihnen und mit ihnen ähnlichen (elastischen?), auch mit Hämatoxylin sich färbenden Fasern hier etwas detaillirter beschäftigen.

Ueberall in der Umgebung eines solchen aus dem lockeren Bindegewebe sich bildenden Knorpels können wir eine grössere Menge von in verschiedenen Richtungen verlaufenden blau sich färbenden Fasern constatiren (Taf. XXXI, Fig. 7). Nur von sehr wenigen von ihnen können wir jedoch ihre Verbindung mit einer sich bildenden Knorpelzelle constatiren. Es scheint, dass die meisten von ihnen elastische Fasern sind und in keinem Zusammenhange mit einer Zelle stehen. In einem anderen Gewebe, dem später zu besprechenden Vorknorpel, der aus dicht an einander anliegenden von Zellmembranen versehenen Zellen (einem wirklichen Parenchyme) besteht, sehen wir, dass analoge Fasern zwischen einer grossen Anzahl von Zellen auf einer grösseren Strecke verlaufen und wahrscheinlich von vielen Zellen gleichzeitig ausgeschieden worden sind (vergl. Taf. XXXI, Fig. 10, 11). Wieder anderswo, und mit diesem Falle wollen wir uns hier beschäftigen, nehmen ähnliche Fasern aus dem Rande des compacten fertigen Knorpels durch eine sonderbare Zerfaserung desselben ihren Ursprung.

Wenn man mittelst starker Systeme den Rand eines Schnittes durch einen Knorpel von Petromyzon oder Myxine untersucht, so findet man in den meisten Fällen, dass die äussere Wand der Randzellen keinesfalls glatt (so zeichnet sie die Fig. 1, Taf. XXX) sondern gewöhnlich sehr uneben ist. Man sieht gewöhnlich kleine Höckerchen an der Oberfläche jener Zellen (Taf. XXX, Fig. 7; Taf. XXXI, Fig. 3). Diese sind nichts anderes als Querschnitte oder Ursprünge oder Anlagen solcher Fasern, wie man sich wieder an anderen Stellen, wo wir die Fasern auf eine grössere Länge im Zusammenhange mit dem Knorpel sehen können, überzeugen kann (Taf. XXXI, Fig. 5). Wir finden am Rande des Knorpels diese Fasern gewöhnlich massenhaft. Ein anderes Mal verlaufen sie parallel und bilden eine äusserste Zone um den Knorpel, dessen Oberfläche wie zerfasert ist. An

zu der Richtung ihres Verlaufes schief geführten Schnitten sind sie gut sichtbar (Taf. XXXI, Fig. 4), sonst auch an parallel mit der Oberfläche des Knorpels dicht unter dieser geführten Schnitten sieht man diese Struktur[1]).

Nicht nur an der Oberfläche selbst, sondern auch überall in seiner Umgebung in dem perichondralen Gewebe kann man bei einer etwas vorsichtigen Untersuchung blau sich färbende jedoch eher elastische Fasern entdecken. Manchmal bilden sie eine regelmässige Schicht um den Knorpel herum (Taf. XXXI, Fig. 4). Besonders gilt das von den blauen Knorpeln (Schwanzflosse von Petromyzon u. a.) und den gelben Knorpeln von der Myxine. Von dem bekanntlich blau gefärbten Rande des letzteren Knorpels sehen wir die ebenfalls blauen Fasern deutlich ausgehen, aber auch an dem gelben Knorpel der Petromyzonten kann man jene Fasern aus der Grundsubstanz des Knorpels hervorgehen sehen. Hier sind sie natürlich gelb, werden jedoch mit Eosin roth gefärbt und lassen sich durch ihren Habitus leicht von Bindegewebsfasern unterscheiden. Die feinere Zerfaserung des ganzen Randes des Knorpels können wir in dem letzteren Falle gut beobachten (Taf. XXX, Fig. 2). Auch an den sich bildenden gelben Zellen sehen wir eine höckerige Oberfläche derselben (vgl. pag. 624); (Taf. XXX, Fig. 7 vergleiche mit Taf. XXXI, Fig. 3, die eine abnormal blau sich färbende Zelle vom Rande eines gelben Knorpels von Myxine darstellt).

Die sonderbare Faserung des Randes ist also nicht nur bei den gelben, sondern auch den blau sich färbenden Knorpeln zu finden.

An dieser Stelle müssen wir weiter einen sehr interessanten und lehrreichen Uebergang des Bindegewebes in einen Netzknorpel erwähnen, in dem ebenfalls blau sich färbende Fasern, die in einem gewissen Verhältnisse zu der Grundsubstanz des Knorpels stehen, eine wichtige Rolle spielen.

Es handelt sich um eine besondere, schon auf Seite 613 erwähnte Form des blau sich färbenden Knorpels von Petromyzon, die zwischen ihren Zellen auch ähnlich sich färbende Grundsubstanz besitzt, und die einerseits mit dem Bindegewebe, andererseits mit einem gewöhnlich „blauen“ Parenchymknorpel und

---

1) Van der Stricht (89) beschreibt eine Faserung unter der Oberfläche der Gelenkknorpel der Vögel; vielleicht ist in diesem Falle etwas ähnliches vorhanden wie in unserem.

endlich mittelst diesem mit einem gelben Knorpel durch Uebergänge verbunden ist.

Diesen Uebergangsknorpel finde ich bei Petromyzon (fluviatilis) nur in der Nähe der unteren Partie des Ringknorpels im Munde (unter der Zunge) und in der hintersten Partie des Primordialcraniums zu beiden Seiten des Chordaendes. Bei der Myxine konnte ich nichts Analoges finden.

Die schwach blau sich färbende Grundsubstanz dieses eigenthümlichen Knorpels ist, wie die Fig. 16, Taf. XXX zeigt, nicht homogen, sondern es sind einzelne stärker blau sich färbende Kernchen und Fasern in derselben abgelagert, manchmal ist sie dicht faserig. Wenn wir das Präparat unter dem Mikroskope von der beschriebenen Stelle weiter zu jener Seite verschieben, wo der Knorpel in das Bindegewebe überzugehen beginnt, da sehen wir, dass die Knorpelzellen, deren Knorpelkapseln sich noch stark blau färben, etwas weiter von einander liegen, und dass die Grundsubstanz sich in ein Netz von blau sich färbenden Fasern umgewandelt hat. Weiter nach jener Seite hin entbehren die Zellen schon der Charaktere der Knorpelzellen, denn eine chondrinhaltige Membran fehlt ihnen[1]), nur ihre Grösse ist noch dieselbe; jene Fasern aber verlaufen auch hier noch weiter, zwischen den Zellen ein Netz bildend (Taf. XXX, Fig. 17); sie sind noch weiter in jener Gegend anzutreffen, wo die Zellen schon den Charakter von Bindegewebszellen angenommen haben (sind schon ganz klein), und wo auch mächtige Stränge von Bindegewebsfasern zwischen den Zellen zu finden sind (Taf. XXX, Fig. 18). Wir haben da endlich ein gewöhnliches ziemlich festes Bindegewebe vor uns, das von jenen eigenthümlichen, blau sich färbenden, den elastischen ganz ähnlichen Fasern durchlaufen wird.

Es ist vielleicht nicht nothwendig, hier besonders zu bemerken, dass es sich da um eine Bildung des Knorpels aus dem Bindegewebe und nicht um einen umgekehrten Process handelt; eben deshalb wird die Frage, wie die Fasern, die wir bis in die Grundsubstanz des Knorpels verfolgen können, entstehen,

1) Es sind das die später zu besprechenden Vorknorpelzellen, und diese hier beschriebene Partie steht in der Zunge wirklich mit einer grösseren Masse eines „Vorknorpels“ in Verbindung (vergl. pag. 638).

desto schwieriger. Nach ihrer mikrochemischen Reaktion sind sie sicher von den Bindegewebsfasern verschieden und vielleicht für den elastischen verwandte Fasern zu halten; ob sie durch Umwandlung von Fortsätzen von Zellen, oder ob sie selbständig zwischen den Zellen entstehen, lässt sich nicht entscheiden.

In einigen der zuletzt beschriebenen Fälle sahen wir eine faserige Struktur der Grundsubstanz des Knorpels deutlich. Ich bin überzeugt, dass es nicht schwer wäre, das, was wir gefunden haben, mit den Ansichten Tillmanns (77) und anderer Forscher von der faserigen Struktur der Grundsubstanz des Knorpels in Einklang zu bringen.

Nach diesem Excurse, zu dem uns die Fortsätze der jungen Knorpelzellen in dem lockeren Bindegewebe der Myxine die Veranlassung gaben, kehren wir wieder zu unserem Thema zurück, und zwar werden wir über die Bildung des Knorpels aus *blasigem, fetthaltigem Bindegewebe* (Füllgewebe) diesmal des Petromyzon reden; bei der Myxine fand ich nicht, dass sich der Knorpel aus einem solchen Gewebe bildete.

Wieder haben wir in diesem Gewebe Zellen, die jedoch gross aufgeblasen und mit deutlicher Zellmembran versehen sind, gewöhnlich mehr oder weniger Fett enthalten und dicht an einander anliegen, sodass dadurch ein Parenchym gebildet wird. Zwischen den Zellen verlaufen Bindegewebsfasern. Es ist das eigentliche Fettgewebe der Cyclostomen[1]. In dem Körper von Petromyzon ist es überall verbreitet, unter der Haut, zwischen den Muskeln und anderen Organen, um die Chorda herum etc. Uns werden hier hauptsächlich jene Stellen interessiren, wo sich aus ihm einzelne knorpelige Partien der bei dem Petromyzon so einfachen Wirbelsäule und der Schwanzflosse bilden.

Wie uns besonders aus der Abhandlung von Goette (78) bekannt ist, liegt das Rückenmark des Ammocoetes in einer Röhre,

1) Das sonderbare Gewebe, das bei den Cyclostomen (Petromyzonten und Myxine) oberhalb des Rückenmarkes und des Gehirns zwischen diesen Organen und dem Skelette sich befindet, gehört auch hierher. Seine Zellen enthalten jedoch kein Fett. In dem Cranium des Petromyzonten, wo es ein Parenchym bildet, fehlen die Bindegewebsfasern.

die von einer festen Fascie gebildet wird. Diese Fascie spaltet sich jederseits ventral in der Nähe der Chorda in zwei Blätter; das äussere geht lateral an der Chorda nach unten (oft verliert es sich in dem Füllgewebe der Umgebung), das innere geht auf die andere Seite über, wo es sich mit dem Blatt der anderen Hälfte der Fascie zu einer geschlossenen Röhre verbindet[1]). An der Stelle, wo beide Theile der Fascie von einander sich trennen, ist eine dreieckige Stelle, die nach unten und median von der Chordascheide begrenzt ist. Diese Stelle ist von grossen hellen Zellen ausgefüllt, zwischen denen dünnere bindegewebige Züge und Bindegewebsfasern, von beiden Seiten der Fascie ausgehend, durchlaufen. Einzelne seltene jener bindegewebigen Züge enthalten kleine Zellen und sind als abgetrennte Theile der Fascien zu betrachten. Das grosszellige Bindegewebe ist ein blasiges und, wie wir sehen werden, fetthaltiges Bindegewebe. Wir sehen alle Uebergänge von den grossen Zellen desselben bis zu den kleinen der Fascien; die Sache hat das Aussehen, als ob sich die Fascie an jener Stelle in ein grosszelliges Gewebe umgewandelt hätte, in dem dann natürlich die Bindegewebsfasern weiter von einander liegen müssen[2]).

An Präparaten, die mit einer Osmiumsäure enthaltenden Flüssigkeit gehärtet wurden[3]), färben sich die Zellen schwarz, auch an nur mit Alkohol oder anders conservirten Präparaten kann man in ihnen Spuren von Fett entdecken. Davon stammt ihre Durchsichtigkeit an gewöhnlichen Präparaten.

An derselben Stelle, die bei dem Ammocoetes nur ein bla-

1) Auch dorsal ist bei dem Ammocoetes die Fascie gespalten, beide Blätter liegen jedoch nahe an einander, nicht so bei dem Petromyzon, hier ist der Raum zwischen ihnen von blasigem Bindegewebe gefüllt.

2) Goette, der diese Stelle beschreibt, kennt nicht die grossen hellen Zellen, er redet nur von Lücken zwischen den bindegewebigen kleinen Zellen enthaltenden Zügen. Wie Schaffer (96 b, pag. 651) konnte auch ich in allen jenen Lücken Kerne nachweisen. Goette und Schaffer lassen den Knorpel, von dem wir gleich weiter reden werden, aus dem dichten Bindegewebe der Fascien und der bindegewebigen Züge sich entwickeln, während doch auch jene grossen, ihm unbekannt gebliebenen Zellen dabei interessirt sind.

3) Ich benutzte dazu mit der Cajal'schen Flüssigkeit gehärtete Golgi'sche Präparate.

siges, fetthaltiges Bindegewebe enthält, sehen wir bei dem geschlechtsreifen Petromyzon die knorpeligen gelben Neurapophysen. Ein grosser oberer Theil derselben hat sich, wie früher gesagt wurde, aus der Fascie gebildet, die auch weiter das Perichondrium des Knorpels liefert. Die untere grössere Partie konnte sich jedoch nur aus dem betreffenden fetthaltigen Füllgewebe entwickeln. Wir sehen, wie sie oft noch von allen Seiten von diesem Gewebe umgeben ist[1]. Schon Gegenbauer (70) lässt diese Knorpel aus jenem perichordalen „skelettogenen" Gewebe sich entwickeln. Die neueren Forscher Götte und Schaffer leiten den Knorpel nicht von den grossen Zellen dieses Gewebes ab, der Letztere nimmt direkt eine Einwanderung der „Chondroblasten" — kleiner Zellen des festen Bindegewebes — in diese Gegend an. In einer Sache müssen wir mit diesem letzteren Forscher übereinstimmen, dass die Entwicklung der oberen Bogen nämlich in dorsoventraler Richtung fortschreitet (96 b, pag. 652).

Da, wie wir früher gesagt haben, die aus verschiedenen Bindegeweben gebildeten Knorpel in entwickeltem Zustande sich von einander nicht unterscheiden lassen, können wir natürlich an den Neurapophysen den von uns angenommenen Ursprung ihres oberen und unteren Endes nicht mehr erkennen.

Den Prozess der Bildung des Knorpels der Neurapophysen direkt zu verfolgen und zu entscheiden, ob er aus den grossen hellen Zellen oder aus den kleinen der festen bindegewebigen Züge in dem Füllgewebe, wie es Goette meint, oder durch Einwanderung von solchen Zellen (Schaffer) entsteht, konnte ich an der früher besprochenen Stelle nicht, aber anderswo an einer ähnlichen Stelle entscheiden, und zwar in dem Skelette der Schwanzflosse der entwickelten Petromyzonten. Hier sind die Verhältnisse viel lehrreicher, wir können alle Stadien der Knorpelbildung, und zwar aus eben solchen hellen Zellen, wie wir sie an der ersteren Stelle sahen, neben einander finden, und aus der Analogie an einen ähnlichen Entwicklungsprozess an der ersteren Stelle schliessen.

Während in der Wirbelsäule von Ammocoetes nur eine Fascie vorkommt, die sich nur in der Nähe der Chorda (dorsal nur

---

1) Die Rudimente der unteren Bogen am Anfange der Schwanzflosse bilden sich vielleicht ganz aus dem festen Bindegewebe.

wenig) spaltet, sehen wir hier bei dem Petromyzon die ganze Fascie bis auf eine ziemlich kleine laterale Stelle gespalten und den Raum zwischen beiden Blättern mit dem früher beschriebenen Füllgewebe ausgefüllt. Nicht nur dorsal von der Chorda um die Medulla spinalis herum, sondern auch ventral um die grossen Blutgefässe herum bilden hier im Schwanze jene Fascien mit jenem Füllgewebe zusammen eine Röhre. Beide, die dorsale und die ventrale Röhre sind einander sehr ähnlich.

Die Fascien und das Füllgewebe zwischen ihnen haben hier im Schwanze die Form präformirter oberer und unterer Bogen, und wirklich kann sich das Gewebe an diesen Stellen überall in einen Knorpel umbilden.

Den Process der Knorpelbildung können wir z. B. in der untersten Spitze des unteren Bogens der präformirten Wirbelsäule [1]) gut beobachten (Taf. XXX, Fig. 13). Mit der grössten Deutlichkeit können wir da beobachten, dass es gerade die grossen hellen Zellen sind, die sich in Knorpelzellen umwandeln; Bindegewebsfasern sind hier äusserst selten und spielen eine nur passive Rolle, sie verschwinden gleich, sobald sich der Knorpel zu bilden beginnt. Wir sehen alle Uebergänge von den mit einer farblosen Membran versehenen grossen Zelle, deren Hülle sich mit Hämatoxylin blau färben lässt, bis zu ausgesprochenen „blau sich färbenden" Knorpelzellen. Wie ich gut erkennen kann, entstehen zuerst zwischen den Zellen oder an deren Wänden feine blau sich färbende, eine Art Netz bildende Fasern, und erst später färbt sich die ganze Wand blau (etwas Aehnliches zeigt die Fig. 14, Taf. XXX, an der Fig. 13, Taf. XXX sind diese Détails nicht eingezeichnet). Manchmal ist die Wand an den betreffenden Präparaten zuerst nur blau punktirt.

Die fertigen „blauen" Knorpelzellen liegen zuerst vereinzelt zwischen anderen noch farblosen grossen Zellen, hie und da bilden sie kleinere Gruppen, und in der ventralen Partie der präformirten Wirbelsäule sehen wir schon einen wirklichen compakten, blau sich färbenden Knorpel, der sich in den der Flossenstrahlen fortsetzt. Die Bindegewebsfasern verschwinden an der Grenze des Knorpels vollkommen.

---

1) Da, wo von dieser die Strahlen der unteren Partie der Flosse ausgehen.

Dieselbe äussere Fascie, die anderswo eine äussere Hülle um das blasige Bindegewebe bildet, stellt dort, wo sich ein Knorpel aus dem Füllgewebe entwickelt hat, ein Perichondrium dar und zieht sich als ein solches bis zu dem Ende der Strahlen.

Aehnlich wie in der ventralen Partie, auf die sich gerade diese Beschreibung und unssere Abbildungen beziehen, kann man auch anderswo, z. B. in der Nähe der Chorda, in dem früher beim Ammocoetes beschriebenen Dreiecke alle die Uebergänge des Füllgewebes in einen Knorpel verfolgen.

Bei Ammocoetes konnte ich mit Hülfe der Osmiumreaktion in dem Füllgewebe das Vorhandensein von Fett constatiren, von Petromyzon hatte ich solche Präparate nicht zur Disposition, aber z. B. an mit Alkohol conservirtem Materiale fand ich überall Spuren von Fett (Taf. XXX, Fig. 13 F), sodass wir eigentlich von einem Fettgewebe des Petromyzon und von Bildung von Knorpel aus diesem oder wenigstens von Uebergängen von einem Gewebe zum anderen reden könnten. Ob die neugebildeten Knorpelzellen auch Fett enthalten, konnte ich nicht constatiren, es ist das aber höchst wahrscheinlich.

Der gelbe Knorpel bildet sich in dem präformirten Skelette des Schwanzes hie und da in kleineren Partien aus der Fascie, besonders lateral, wo auch im Rumpfe die Neurapophysen liegen, sonst kann sich der „blaue" Knorpel in einen gelben umwandeln, wie wir aus in jenem eingeschlossenen Inseln desselben schliessen können. Endlich finde ich auch in dem Füllgewebe selbst ganz isolirt liegende Partien von gelbem Knorpel (Taf. XXX, Fig. 12) und auch wirkliche Uebergangszellen von den grossen Zellen jenes Gewebes in diesem Knorpel.

Dieselben Uebergänge, wie in dem Schwanze, können wir bei Petromyzon auch hie und da in den Knorpeln des Kiemengerüstes finden. An einzelnen Stellen entbehren dieselben eines perichondralen Gewebes und grenzen direkt an das blasige fetthaltige Bindegewebe des Körpers, mit dem sie dann durch alle oben beschriebenen Uebergänge verbunden sind. Besonders schön können wir an diesen Stellen jene „blau sich färbenden Fasern", die der Bildung eines „blauen" Knorpels vorangehen, beobachten (Taf. XXX, Fig. 14). An den lateralen Rändern der Lippenknorpel sehe ich auch sehr schön eine direkte Bildung des gelben Knorpels aus dem blasigen Füllgewebe.

Eine besondere Wichtigkeit hat endlich unter den skelettogenen Bindegeweben der Cyclostomen der sogenannte „*Schleimknorpel*“ des Ammocoetes. Unter diesem von Schneider (78) eingeführtem Namen versteht man bekanntlich keinen gewöhnlichen Knorpel, sondern es ist eher ein sehr locker aber regelmässig gebautes fibrilläres Bindegewebe, das eine feste knorpelharte Grundsubstanz besitzt, die mit Hämatoxylin eine ähnliche Färbung annimmt, wie die Grundsubstanz eines Knorpels und vielleicht wie diese auch Chondromucin enthält. Von Kaensche (90), Bujor (90) und von Schaffer (95) wurde dieses Gewebe wiederholt beschrieben, und besonders nach der neuesten Beschreibung Schaffers (96 b) ist es uns nicht möglich, etwas Neues von ihm zu berichten.

Dieses Gewebe ist, wie uns Schneider (78) und Schaffer (96 b, pag. 634) gezeigt haben, an bestimmten Stellen in dem Kopfe des Ammocoetes verbreitet, und es werden aus ihm während der Metamorphose die Knorpel des Kopfskelettes, besonders die des Mundes, gebildet. In entwickelten geschlechtsreifen Thieren findet man es niemals in seiner ursprünglichen Form; es hat sich hier entweder, wie gesagt wurde, in den Knorpel, sonst aber auch in ein blasiges (fetthaltiges) Bindegewebe umgewandelt. Einzelne kleinere Partien bleiben, wie wir zeigen werden, bei der Umbildung in den Knorpel auf einem Stadium dieser Metaplasie zeitlebens stehen als ein „Vorknorpel“. Was die morphologischen Verhältnisse des Schleimknorpels betrifft[1]) (Taf. XXXI, Fig. 13[2]), so beobachten wir, dass er in den meisten Fällen von zwei mehr weniger festen Fascien (Perichondrien = *P*) gegen anderes Bindegewebe begrenzt ist, nur selten ist er frei mit diesem durch Uebergänge verbunden. Die Zellen des Gewebes sind weit von einander, klein, nackt, spindelförmig mit zwei gegen die Perichondrien senkrecht an diese gerichteten Ausläufern oder sternförmig mit einer grossen Anzahl

1) Ausführliche Beschreibung findet man bei Schaffer 96 b, pag. 637.

2) Stellt eine sehr einfach gebaute Stelle dieses Schleimknorpels (von einem sehr jungen Ammocoetes) dar; gewöhnlich sind die Platten und Balken, in Form welcher dieses Gewebe auftritt, verhältnissmässig viel dicker. Vergleiche die Abbildungen Schneiders.

solcher[1]). Zwischen den Zellen verlaufen feine Fibrillen und zwar auch in einer zu den beiden „Perichondrien" senkrechten Richtung, selten, am Rande parallel mit ihnen. Die Fibrillen sind von den Fortsätzen der Zellen kaum zu unterscheiden.

Die Schleimknorpel sind manchmal sehr dicht gebaut; die Fibrillen sind dicht an einander, in anderen Fällen sind sie sehr locker und auch unregelmässig angeordnet, besonders dann, wenn keine „Perichondrien" vorhanden sind. Die knorpelige Grundsubstanz gibt dem Gewebe seine Festigkeit.

Die Frage, ob der Schleimknorpel wirklich den Namen „Knorpel" verdient, kann verschieden beantwortet werden. Schaffer (96 b, pag. 642) sagt, dass der Bau des Schleimknorpels von dem der gewöhnlichen Knorpel eigentlich nicht verschieden ist; verästelte Zellen sind aus verschiedenen Knorpeln bekannt und Fibrillen oder Faserungen in der Grundsubstanz sind im Knorpel eigentlich auch nichts besonders seltenes. Ich betrachte die Uebergänge des Schleimknorpels in das Füllgewebe des Ammocoetes (Schaffer pag. 643) als besonders wichtig, dieses sehr lockere Füllgewebe besitzt dieselben Bestandtheile wie der Schleimknorpel, nur dass seine Grundsubstanz flüssig und nicht knorpelhart ist. Es handelt sich da um eine chemische Verwandlung der Grundsubstanz im Bindegewebe, eine Verknorpelung der Grundsubstanz, um mich so auszudrücken; die Zellen selbst haben den Charakter von Bindegewebszellen beibehalten, und haben als solche keine Membranen oder Knorpelkapseln.

Früher haben wir eine Verknorpelung der Bindegewebszellen gesehen, eine Bildung von Knorpelkapseln um dieselben, durch die ein wirklicher Knorpel resultirt, während der uns hier interessirende Knorpel nur für einen Pseudoknorpel gehalten werden muss. Wenn zu dem Begriffe „Knorpel" die gewisse chemische Constitution und die dadurch bedingte festere Consistenz der Grundsubstanz resp. der Knorpelkapseln nöthig sind, so müssen wir natürlich auch den Schleimknorpel für einen Knorpel halten.

Ich selbst hatte keine Uebergangsstadien der Metamorphose in geschlechtsreife Thiere zur Disposition, aber da ich schon in

1) Die fadenförmig oder flügelartig sind und in letzterem Falle oft in Fasern aufgehen (Schaffer).

den grossen Ammocoeten in einem Falle Spuren der Umwandlung dieses Gewebes beobachtete, und da ich noch bei entwickeltem Thiere (P. planeri und fluviatilis) an gewissen Stellen einzelne späte Stadien der Umwandlung fand, kann ich von diesem Processe hier berichten und dabei die Angaben Kaensche's (90), Bujor's (90) und Schaffer's (96 b) vervollständigen[1]).

In entwickelten Petromyzonten (bei den beiden Arten) findet man an dem vorderen Rande der Lippen und Ringknorpel des Mundes direkt in ihrer Fortsetzung kleinere Partien eines Gewebes, in dem man einen umgewandelten Schleimknorpel gleich erkennen kann[2]). Uebrigens entstanden alle jene Knorpel aus dem Schleimknorpel; denn nichts anderes als ein solcher befand sich bei dem Ammocoetes an jener Stelle.

Man kann an diesem Uebergangsgewebe (Taf. XXX, Fig. 11) noch die äussere bindegewebige Hülle (das „Perichondrium") sehen; auch die Fibrillen (*B*) sind deutlich und verlaufen in ähnlicher Richtung wie in dem Schleimknorpel, nur die Zellen sehen jetzt anders aus. Ihre Fortsätze kann man nur in sehr seltenen Fällen entdecken, sie selbst sind jetzt rund oder durch den gemeinschaftlichen Druck polygonal. Denn das muss hervorgehoben werden, dass sie jetzt zwischen den Fibrillen nicht frei, sondern sehr dicht an einander liegen. Es scheint, dass sich ihre Anzahl durch Theilung bedeutend vermehrt hat. Das einzige, was in diesem Gewebe jetzt fehlt, ist die chondrinhaltige Grundsubstanz.

Hier und da sehen wir, dass die früher nackten Körper der Zellen sich mit einer Membran umhüllen, anderswo wieder, wie sich eine solche Membran blau färben lässt; von den letzteren Zellen ist dann der Uebergang zu wirklichen blau sich färbenden Knorpelzellen, und von diesen zu einem gelben Knorpel, der durch Apposition aus den Perichondrien weiter wächst, leicht. Auch hier, bevor sich die Wände blau zu färben beginnen, sehen wir an ihnen, jedoch nicht immer deutlich, blaue Fasern, die ge-

1) Schaffer l. c. pag. 645 beschäftigt sich näher mit der Literatur dieser Frage.

2) Am besten kann man diese Stellen an medianen Längsschnitten durch den Mund finden.

wöhnlich zwischen mehreren Zellen verlaufen[1]). Wenn sie, was ganz gut möglich ist, uns verknorpelte Fasern des Schleimknorpels darstellen, so würden diese vielleicht bei dem Baue des definitiven Knorpels behülflich sein. Schaffer selbst sagt (pag. 648, 96 a), dass „das Faserplatten des Schleimknorpels unter dem Wachsthumsdrucke der sich vermehrenden und abrundenden Zellen — wobei es gleichzeitig eine mikrochemische Veränderung erfahren dürfte — direkt in eine Intercellularsubstanz (des Knorpels) überzugehen scheint". Ich meine, dass die Verknorpelung der Fasern uns das eine, die Ausscheidung der Knorpelkapsel ein anderes Stadium der definitiven Umbildung des Schleimknorpels bildet. Auf welche Weise die Fasern bei der später erfolgenden Bildung der Kapseln helfen, konnte ich nicht gut entscheiden.

Oft sahen wir auch, dass die gelben Zellen auf dieselbe Weise, wie eben von den blau sich färbenden beschrieben wurde, direkt aus jenem Gewebe entstehen.

Jenes Gewebe, das uns einen umgewandelten, etwa wie in der Entwicklung zu wirklichem Knorpel zurückgehaltenen Schleimknorpel darstellt, und das so zu den Geweben entwickelter Cyclostomen gerechnet werden muss, werden wir mit einem schon anderswo gebrauchten, hier besser passenden Namen „Vorknorpel" bezeichnen. Es ist ganz nahe dem blasigen fetthaltigen Bindegewebe verwandt, nur enthalten seine Zellen selten Fett.

Bei Petromyzon findet sich ausser an dem vorderen Rande der Knorpel des Mundes so ein Gewebe noch in der Zunge, hier eine grössere Masse bildend. An dieser letzteren Stelle bildet sich aus ihm, ausser spärlichen, hier und da isolirt liegenden, mit blau sich färbenden Kapseln versehenen Zellen überhaupt kein Knorpel, dafür finden wir hier zwischen seinen Zellen ausser den gewöhnlichen Bindegewebsfasern auch noch ziemlich starke, blau sich färbende Fasern, die sich vielfach verzweigen und oft durch die ganze Masse des Vorknorpels verlaufen. Sie werden sicher von einer grösseren Anzahl von Zellen gebildet, Ausläufer dieser stellen sie sicher nicht vor. Die Zellen enthalten öfters Fettkügelchen (vergl. Taf. XXXI, Fig. 11; diese Abbildungen jedoch nach Präparaten von Myxine!).

---

1) Von unseren Abbildungen zeigt solche Fasern nur die Fig. 15, Taf. XXX.

Der zuletzt beschriebene „Vorknorpel“ ist durch Uebergänge mit dem auf pag. 628 beschriebenen Netzknorpel in Verbindung und seine blau sich färbenden Fasern mit denen jenes Knorpels.

Bei der Myxine spielt das als „Vorknorpel“ bezeichnete Bindegewebe eine grössere Rolle bei dem Aufbaue des definitiven Skelettes, so dass die Bezeichnung desselben als eines ziemlich selbständigen Gewebetypus gerechtfertigt erscheint. Für einen Knorpel jenes Gewebes zu halten, kann ich mich nicht entschliessen, da ihm sowohl morphologische wie auch mikrochemische Eigenschaften eines solchen vollkommen fehlen[1]).

Aus der Analogie mit Petromyzon geschlossen ist der Vorknorpel auch hier vielleicht nur aus einem Schleimknorpel entstanden, aber da bisher jedoch junge Stadien der Entwickelung von Myxine in dieser Beziehung nicht untersucht werden konnten, ist uns davon bisher nichts positives bekannt.

Ein Vorknorpel besitzt bei der Myxine (Taf. XXXI, Fig. 8, 9) erstens ein Perichondrium (*P*), zweitens von diesem ausgehende und auf dasselbe senkrecht sich spannende Fasern resp. oft ganz dünne Platten (Fig. 8) und drittens zwischen diesen Stütztheilen liegende grössere Zellen, die, da sie immer eine festere Membran haben, ein wirkliches Parenchymgewebe bilden (Taf. XXXI, Fig. 8). Die Septa zwischen diesen Zellen sind, scheint mir, nur von einer einfachen Wand gebildet. Fortsätze an diesen Zellen zu entdecken ist mir nicht gelungen; in den meisten Fällen fehlen sie sicher. Das ziemlich homogene Plasma der Zellen enthält kein Fett (Fig. 9). Das Vorhandensein von blau sich färbenden Fasern kann man nur in einzelnen Fällen, nicht in allen Vorknorpeln der Myxime beobachten (Taf. XXXI, Fig. 10, 11). Es gilt da von diesem Gewebe dasselbe, was von dem des Petromyzon gesagt wurde, nur der Habitus ist bei Petromyzon und Myxine ziemlich verschieden, besonders bei dieser sind die Zellen grösser und deren Membranen deutlicher. Uebrigens finden wir auch bei der Myxine verschiedene Typen des Vorknorpels, so z. B. der untere Zungenbeinkielknorpel hat ein mächtiges Perichondrium und ein starkes Bindegewebsfasergerüst (Taf. XXXI, Fig. 8), und besonders an

1) Verschiedene Stadien in der histogenetischen Entwickelung des Knorpels, die Hasse (79) und Strasser (78, 79) beobachtet haben und die sie auch mit diesem Namen bezeichnen, sind wahrscheinlich mit unserem Vorknorpel verwandt.

einem Rande sehr regelmässig geordnete Zellen (Taf. XXXI, Fig. 9). Anderswo, so unten im Kopfe, lateral von der Mundhöhle (vor den Zähnen), wo eine andere Masse dieses Gewebes sich befindet, finden wir statt der dicken Bindegewebsfasern nur solche von einer sehr unbedeutenden Dicke, die auch unregelmässig in verschiedenen Richtungen verlaufen. Anderswo wieder, so hinten in der unteren Wand der Mundhöhle, sind die Zellen durch dichte Massen von Bindegewebsfasern weit von einander entfernt und liegen deshalb in kleineren Gruppen zerstreut [1]) (Taf. XXXI, Fig. 12).

Die Zellen dieses Gewebes haben ein helles gleichartiges Plasma und einen, gewöhnlich aber zwei Kerne, an denen man bei der Myxine sehr oft schöne amitotische Theilungen beobachten kann [2]).

Wie sich bei dem Petromyzon aus dem Vorknorpel ein Knorpel entwickeln kann, habe ich bei Gelegenheit der Beschreibung der definitiven Umbildung des Schleimknorpels gesagt. Der Vorknorpel stellt dort meist nur ein Uebergangsgewebe dar. Auch bei der Myxine, wo der Vorknorpel ganz stabil ist, entwickelt sich hie und da (in der dorsalen Vorknorpelmasse des Kopfes) kleinere Partien Knorpelgewebes aus ihm auf die mehrfach beschriebene Weise, und zwar erscheinen zuerst ziemlich abnormale Knorpelzellen, die den Habitus von gewöhnlichen gelben Knorpelzellen haben, sich jedoch blau färben lassen (Taf. XXXI, Fig. 3; vergl. mit Taf. XXX, Fig. 7).

Ich erlaube mir am Ende dieser Abhandlung dem Herrn Prof. Dr. Berthold Hatschek meinen besten Dank auszusprechen für das wohlwollende Entgegenkommen, mit dem er mir, als mir zur Zeit eine weitere Arbeit in meinem privaten Laboratorium unmöglich wurde, in den Räumlichkeiten seines Institutes an der deutschen Universität in Prag einen Platz zum Arbeiten überwiesen hat, wo auch diese Arbeit von mir gearbeitet wurde.

1) Auch das früher beschriebene Uebergangsgewebe des Petromyzon (Taf. XXX, Fig. 17) ist ein „Vorknorpel“ in unserem Sinne.

2) Schaffer in einer Publication (96) die, nachdem schon meine Untersuchungen beendigt wurden, erschien, beschreibt auch die Centrosomen in diesen Zellen des von ihm für einen Knorpel gehaltenen Gewebes.

Literatur-Verzeichniss.

Bujor (91), Contribution à l'étude de la metamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Revue biolog. du Nord de la France. Lille.

Gegenbauer (70), Ueber das Skelettgewebe der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. V.

Götte (78), Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystemes der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15.

Hasse (79), Ueber den Bau und über die Entwickelung des Knorpels bei den Elasmobranchiern. Zoolog. Anzeiger.

Derselbe (82), Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena, G. Fischer.

Kaensche, C. (90), Beiträge zur Kenntniss der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Schneider's zoolog. Beiträge, Breslau.

Kölliker (89), Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig, Engelmann.

Leydig (57), Lehrbuch der Histologie.

Müller Joh. (34), Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abhandl. d. kg. Akad. d. Wiss. Berlin.

Parker, W. K. (83), On the Skeleton of Marsipobrauch Fishes. Phil. Trans. roy. soc. London. Vol. 174. Part. II.

Rawitz (94), Grundriss der Histologie. Berlin.

Renaut (78), Sur les Gruppes isogéniques des eléments cellulaires du cartilage. Compt Rendus.

Derselbe (93), Traité de histologie pratique. Paris.

Schaffer, Jos. (95), Zur Kenntniss des histologischen und anatomischen Baues von Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. X.

Derselbe (96), Ueber einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien und Knorpelzellen. Sitzb. d. Akad. Wien, math.-nat. Klasse. Bd. CV.

Derselbe (96b), Ueber das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.

Schneider (79), Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin.

Schwalbe (78), Ueber Knorpelregeneration und Knorpelwachsthum Sitzb. d. Jenaisch. Ges. f. Med. und Naturw.

Sieveking (91), Beitrag zur Kenntniss d. Wachsthums u. Degeneration d. Knorpels. Schwalbe Morph. Arbeiten, Bd. I.

Spina (86), Beiträge zur Histologie des hyalinen Knorpels. Wiener med. Jahrb.

Strasser (79), Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandren und Tritonen. Morphol. Jahrbuch, Bd. V.

Derselbe (78), Zur Entwicklung d. Knorpelskelettes bei Tritonen. Zoolog. Anzeiger.

Van der Stricht (89), Recherches sur la structure du cartilage articulaire des oiseaux. Arch. de biol. X.

Tillmans (77), Ueber die fibrilläre Structur des Hyalinknorpels. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXX u. XXXI.

(Alle Figuren wurden mit der Hülfe einer Camera lucida gezeichnet. Die Angaben der Vergrösserungen beziehen sich auf Oculare und Objektive der Firma C. Reichert, Wien.)

Tafel XXX.

(Mit der Ausnahme von Fig. 4, 10 und 4 beziehen sich alle Abbildungen auf Petromyzon fluviatilis.)

Fig. 1. Der Rand eines gelben Knorpels von einem erwachsenen Exemplare von P. fluv. (Eines Lippenknorpels.) *P* = Perichondrales Bindegewebe. — Liq. Mülleri, Hämatoxylin, Eosin — Reichert, Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Fig. 2. Rand eines ähnlichen Knorpels mit etwas abnormal aussehenden Zellen und faseriger, roth sich färbender Grundsubstanz zwischen ihnen. Die zwei Schichten der Knorpelkapsel sind hier (rechts) deutlich. — Hämatoxylin, Eosin. — Imm. $^1/_{12}$ Oc. Comp. 4.

Fig. 3. Ein Theil der Ohrkapsel von Ammocoetes (Planeri). Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Fig. 4. Die Grenze eines alten Knorpels (einer Trabecula cranii) gegen den „neuen" Knorpel des Cranium. Petromyzon Planeri. Obj. 7. Oc. 2.

Fig. 5. Eine Partie aus dem Centrum desselben Knorpels, dessen Randzone auf der Fig. 1 dargestellt wurde. Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Fig. 6. Ein Kern aus einer Zelle desselben Knorpels. Hom. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 8.

Fig. 7. Ein Uebergang von den Zellen des festen Bindegewebes einer Fascie in solche des gelben Knorpels (freie „gelbe" Knorpelzellen; aus dem Rande des primordialen Cranium). *B* = Bindegewebsfasern des festen Bindegewebes. *Z* = Eine Zelle desselben. Obj. 8. Oc. 3.

Fig. 8. Aus dem Ende eines knorpeligen Strahles der Schwanzflosse. Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. 4.

Fig. 9. Eine Partie aus dem Rande des blau sich färbenden Knorpels

der Schwanzflosse — aus dem basalen Theile der Strahlen der Flosse. Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Fig. 10. Eine Partie aus dem knorpeligen Kiemenkorbe des Ammocoetes. (P. Planeri). *R* = eine riesige Knorpelzelle. *P* = das perichondrale Bindegewebe. Obj. 8. Oc. 2.

Fig. 11. Eine Parthie aus dem Uebergange eines Schleimknorpels in einen Parenchymknorpel. (Aus der vorderen Partie eines der „Lippenknorpel" des Petromyzon.) Die Perichondrien rechts und links (= oben und unten!) sind weggelassen. Rechts sieht man sich bildende „blaue" Knorpelzellen (*K*), zwischen ihnen die Bindegewebsfibrillen des Schleimknorpels (*B*). — Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin. — Obj. 8. Oc. 3.

Fig. 12. Eine grössere Gruppe „gelber" Knorpelzellen in dem blasigen fetthaltigen Bindegewebe der aus ihm präformirten Wirbelsäule der Schwanzflosse. Am Rande derselben einige blau sich färbende Knorpelzellen (*K*), rechts die Fascie, die dort, wo eine Umbildung in einen Knorpel stattgefunden hat, das Perichondrium desselben vorstellt (*P*). Obj. 8. Oc. 3.

Fig. 13. Ein Uebergang des blasigen fetthaltigen Bindegewebes zu einem blau sich färbenden Knorpel. Aus der Schwanzflosse. *F* = Fett in einer grossen Zelle des Gewebes; *B* = Bindegewebsfasern zwischen den Zellen. — Liq. Mülleri, Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin. — Obj. 8. Oc. 2.

Fig. 14. Etwas ähnliches aus dem Rande eines Kiemenkorbknorpels. Hier sind zwischen den hellen Zellen deutlich blau sich färbende Fasern zu sehen, zwischen den Knorpelzellen sind sie nicht zu finden. — Färbung wie Fig. 13. — Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Fig. 15. Uebergangszellen von perichondralen Bindegewebszellen zu „blauen" Knorpelzellen. Aus dem Kiemenkorbe. — Färbung wie Fig. 13. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 16—18. Einzelne Partien aus dem auf pag. 628 beschriebenem Uebergange von Bindegewebe zum Knorpel:

Fig. 16. Ein blau sich färbender Knorpel mit Grundsubstanz, in der blaue Faserungen zu sehen sind.

Fig. 17. Uebergangszellen (Vorknorpelzellen), zwischen denen ein Netz blau sich färbender Fasern sich befindet.

Fig. 18. Ein festes Bindegewebe mit gewöhnlichen (*B*) und blauen elastischen (?) Fasern. — Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin. — Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Tafel XXXI.

(Mit Ausnahme der Fig. 13 alles von Myxine glutinosa L. — Conservation meist mit Alkohol, Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin.)

Fig. 1. Aus einem gelben Knorpel des Kopfes. Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Fig. 2. Dasselbe; hier die Zellen weiter von einander. Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 8.

Fig. 3. Eine Partie aus dem Rande eines Knorpels, der sich aus dem Vorknorpel bildet (vergleiche pag. 639). Aus der Vorknorpelmasse in der dorsalen Partie des Kopfes. K = einzelne Knorpelzelle. Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 4.

Fig. 4. Rand eines gewöhnlichen gelben Knorpels, hier grünlich durch Hämatoxylin gefärbt. F = blau sich färbende Fasern. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 5. Aus dem Rande eines Knorpels („blaue“ Randzellen eines sonst gelben Knorpels). Zwei Fasern im Zusammenhange mit der Grundsubstanz des Knorpels. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 6. Ein blau sich färbender Knorpel in dem eine Gruppe gelber Knorpelzellen sich befindet. Oben Uebergangszellen zu dem lockeren Bindegewebe. Aus dem Skelette des Tentakelapparates. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 7. „Verknorpelte“ Zellen eines lockeren Bindegewebes mit blau sich färbenden Fasern (Fortsätzen). Aus derselben Gegend. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 8. Die Perichondrien (P) und das von Bindegewebsfasern und Platten gebildete Gerüste eines Vorknorpels des Zungenbeinkieles von Myxine. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 9. Eine Partie aus dem Rande desselben Vorknorpels. Obj. 6. Oc. 3.

Fig. 10. Ein Vorknorpel aus der dorsalen Partie des Kopfes mit blau sich färbenden wie elastische aussehenden Fasern. Obj. 3. Oc. 2.

Fig. 11. Eine Partie desselben bei einer stärkeren Vergrösserung. B = gewöhnliche Bindegewebsfasern. Homog. Imm. $^1/_{12}$ Oc. Comp. 4.

Fig. 12. Ein Vorknorpel aus der unteren hintersten Partie des Mundes. Zwischen den Zellen dichte Bindegewebsfasern. Obj. 8. Oc. 3.

Fig. 13. Ein Schleimknorpel von Ammocoetes (Planeri). P = Perichondrium. Homog. Imm. $^1/_{12}$. Oc. Comp. 8.

Fig. 14. Amitotische Kerntheilungen aus dem auf der Fig. 9. abgebildeten Vorknorpel. Dieselbe Vergrösserung.

(Aus dem Laboratorium der Genueser Universität für Anatomie und normale Histologie. — Direktor: Prof. P. Lachi.)

Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbelthieren.

Von

Dr. **Camillo Poli**,
Privatdozent an der Universität zu Genua.

Hierzu Tafel XXXII u. XXXIII.

Die Gehörblase hat ihren Ursprung im Ektoderm und nimmt in ihren ersten Entwicklungsstadien verschiedene Gestaltungen an, je nachdem sich in den einzelnen Wirbelthiergruppen das äussere Keimblatt verschieden verhält.

Von diesem Gesichtspunkt aus theilt Balfour die Wirbelthiere in zwei Klassen: eine, bei weitem zahlreichere, deren Ektoderm aus einer einzigen Zellenschicht besteht, und eine weniger zahlreiche zweite, deren Ektoderm zwei gesonderte Schichten aufweist.

Diese Scheidung hat für das Studium der Entwicklung des Gehörbläschens eine ganz besondere Tragweite, wenn man bedenkt, dass an dem Invaginationsprozess, aus welchem es hervorgeht, bei den Thieren mit zweischichtigem Ektoderm nur die tiefer liegende Schicht theilnimmt. In den betreffenden Fällen vollzieht sich die Invagination des Gehörbläschens während des Verlaufs der Entwickelung ohne alle Berührung mit der Aussenwelt, während sie in den andern Fällen nach aussen geöffnet ist, sei es nun bloss während der ersten Entwickelungsstadien, sei es auch noch im erwachsenen Zustande, wie bei den Elasmobranchiern.

Von dieser verschiedenen Gestaltung des Ektoderms ausgehend, erstrecken sich meine Untersuchungen auf beide Abtheilungen, und zwar unter den Ichthyopsiden speziell auf die anurischen Amphibien (Zweischichtler), unter den Sauropsiden (Einschichtler) speziell auf Hühner-Embryonen.

Die Entwickelungsstufe, welcher das Gehörbläschen angehört, sowie die Stelle, die es dabei einnimmt, verleihen diesem Zweige der ontogenetischen Forschung eine nicht zu unterschätzende Bedeutung im Hinblick auf die zahlreichen Untersuchungen, die während der letzten zwanzig Jahre einerseits über Entstehung und Bedeutung des sogenannten Ganglienkammes und andererseits über das Verhältniss gepflogen worden sind, in welchem das Gehörbläschen zu den Kopf-Somiten steht.

Meine Arbeit wird demnach die Entwicklung des Gehörbläschens von seinem ersten Erscheinen bis zur vollständigen Abschliessung behandeln und gleichzeitig die fortwährenden Beziehungen zu den räumlich und zeitlich angrenzenden Gebilden im Auge behalten.

Gestützt auf die solcherweise sowie im Wege der vergleichend anatomischen Betrachtung sich ergebenden Resultate, werde ich sodann im zweiten Theile die morphologische Bedeutung des Gehörorgans bei den Wirbelthieren näher zu beleuchten suchen.

I. Methode der vorliegenden Untersuchung.

Der Nachweis des Materials, das bei der Untersuchung vorgelegen hat, sowie der dabei zur Anwendung gebrachten Methode ist für alle embryologische Fälle unerlässlich.

Embryonen von Selachiern (*Mustelus und Pristiurus mel.*), von Teleostiern (*Trutta fario; Trutta carpio; Exocoetus sp.*), von urodelischen Amphibien (*Triton crist.*) und Anuren (*Bufo vulg.; Hyla arborea*) sind von mir meist mit starker Sublimatlösung oder mit Mingazzini- und Perènyi-Wasser fixirt worden.

Embryonen von Reptilien (*Emys europaea — Anguis fragilis*) und von Vögeln (*Gallus gallin. — Anser dom.*) vorzugsweise mit Kleinenberg's, seltener mit Flemming's osmischer Lösung. Die Färbung nahm ich mit Karmin-Alaun (Grenacher), mit Neapel-Borax und mit Hämatoxylin (Heidenhain) vor.

In den Bereich meiner Untersuchung fallende Embryonen von Säugethieren einer näheren Prüfung zu unterziehen, war mir nicht vergönnt.

Die untersuchten Embryonen wurden nach erfolgter Entwässerung sämmtlich in weisses Paraffin gelegt und die Schnitte — meist

Querschnitte — mit einem bewährten Thoma-Jung Mikrotom hergestellt. Senkrechte oder Frontschnitte wurden angewandt, so oft es sich darum handelte, über ganz spezielle oder streitige Punkte ins Klare zu kommen.

Die bei Ichthyopsiden immer äusserst schwierige Abgrenzung der einzelnen Stadien erfolgte für Hühner-Embryonen (Sauropsiden) nicht auf Grund der nicht immer zuverlässigen Brutzeit, sondern vielmehr nach der Zahl der Primitiv-Somiten, wie sich dieselbe bei direkter Prüfung in toto ergab, — ohne Berücksichtigung des Rudimentärzustandes, welcher in Folge seiner Bedeckung durch das hintere Ende der Ektoderm-Verdickung (aus welcher das Gehörbläschen hervorgeht) sich dieser Prüfung entzieht. Für die späteren Perioden mit 19 bis 20 Somiten haben mir die Beschaffenheit der Kopf- und Rumpfkurven, die Messung des Durchmessers der Frontseiten, das Erscheinen der Allantois als hinlänglich genaue Merkmale der verschiedenen Entwicklungsstufen gedient.

Da mir für Hühner-Embryonen ein besonders reichliches und ausgiebiges Material zur Verfügung gestanden hat — mehr als für andere Wirbelthiere — so habe ich bei diesen den betreffenden Evolutionsprozess genauer verfolgen können und erlaube mir daher, von diesem auszugehen, obwohl ich nicht verkenne, dass von einem anderen Standpunkt aus erst die niedrigeren Wirbelthiere zu berücksichtigen wären.

II. Sauropsiden.

Für die Sauropsiden gehe ich, wie bemerkt, von meinen an Vogel-Embryonen gemachten Beobachtungen aus und beschränke mich, was die Reptilien betrifft, darauf, jeweilige Abweichungen oder Uebereinstimmungen mit den gleichzeitigen Entwicklungsstadien der Hühner-Embryonen hervorzuheben.

Erstes Stadium. — Meine Untersuchung beginnt mit einem Embryo mit fünf genau kenntlichen und einem 6. bloss angedeuteten Primitiv-Somiten, der in Querschnitten vorliegt (10 μ).

Die Falten des Rückenmarks, welche im ersten vorderen Drittel des Embryo fast senkrecht zur Fläche des Blastoderms, und in den zwei hinteren Dritteln nach aussen geneigt stehen, bilden eine mehr oder weniger offen stehende Rinne.

Das dieser Rinne entlang laufende und von ihr noch nicht genau abgegrenzte Ektoderm ist in seinem ganzen Verlaufe — einschliesslich des Kopfgebietes — verdickt und etwas eingesenkt (Taf. XXXII, Fig. 1). Ich sage ausdrücklich „einschliesslich des Kopfgebiets“, weil die von His sogen. „Zwischenrinne“ oder „Ganglienrinne“, was das Kopfgebiet betrifft, von Beard (6, pag. 196), Rabl (53) und Goronowitsch (30, pag. 201) für sämmtliche Stadien von Hühner-Embryonen in Abrede gestellt worden ist.

In diesem Stadium ist es noch nicht möglich, mit Sicherheit den Punkt zu bestimmen, an welchem aus der Verdickung des Ektoderm das spätere Gehörbläschen sich bilden wird. Die diese Verdickung bildenden, in zwei oder drei Reihen gruppirten Zellen, präsentiren sich als dichter, ovaler, körniger Herd, dessen längster Durchschnitt senkrecht zur Fläche des Ektoderms steht.

Zweites Stadium. — Bei einem Embryo mit sieben ganz ausgebildeten und einem achten nur schwach angedeuteten Somiten (Querschnitte von 10 μ) stehen die Rückenmarkfalten (während sie hinten in dem Theile, welcher dem vorderen und mittleren Gehirnbläschen entspricht, enge an einander grenzen) gegenüber dem dritten Gehirnbläschen und der Rückenseite noch etwas von einander ab und verengern sich nach der Somitengegend hin.

Gegenüber der mittleren Dorsalpartie des ersten und mehr noch des mittleren Bläschens bemerkt man zwischen den Medullarrändern (Lippen) eine Anhäufung von Zellen, von denen die weiter abstehenden, sozusagen unter dem Druck des aufliegenden Ektoderms, eine Neigung nach aussen und nach unten hin zeigen.

Dieses zuerst von His (33) als „Zwischenstrang“ oder „Ganglienstrang“ beschriebene, von Balfour (2) und Marshall (46) als „neural ridge“ bezeichnete Gebilde ist bis auf die neueste Zeit als erstes Anzeichen der Gehirn-Nerven oder -Ganglien betrachtet worden. Erst die Untersuchungen von Goronowitsch (29, 30) über die Entstehung und Natur des Gebildes haben die früheren Ansichten dahin abgeändert, dass dieser „Strang“ nicht sowohl eine Nerven- oder Ganglien-Anlage, sondern vielmehr die Grundlage eines Mesenchymal-Gewebes darstelle, das zum grössten Theil an diejenigen Abschnitte des Kopfes, welche eine grössere Breite aufweisen, skelettbildendes Material abzugeben hat.

In dieser Hinsicht stimmen die von mir vorgenommenen mit den Goronowitsch’schen Forschungen überein, und ich kann mich Letzterem, was die Bezeichnung verschiedener Nebengebilde des sogen. Ganglienkammes (cresta) betrifft, welche in dem uns hauptsächlich beschäftigenden Abschnitte vorkommen (primäre, sekundäre und tertiäre „Leisten“) nur anschliessen.

In dem Bezirk des vorderen und mittleren Gehirnbläschens besteht das Ektoderm aus einer einzigen Schicht. In dem Bezirk dagegen, welcher der vorderen Darmpforte entspricht, nimmt das Ektoderm eine leicht vinnenförmige Gestalt an und wird dicker. Die Zellen weisen noch denselben Charkter auf wie im vorhergehenden Stadium, sind auch noch in zwei oder drei Reihen gegliedert, enthalten aber in der mehr nach der Oberfläche gelegenen Schicht zahlreiche mitotische Figuren (Taf. XXXII, Fig. 2).

Demnach, meine ich, darf man in diesem Stadium bereits

von einer Gehör-Zone sprechen, wenn man den zur späteren Entwickelung des Gehörbläschens bestimmten Abschnitt so nennen darf. Diese nach vorn deutlicher als im ersten Stadium sich abhebende Zone hat nach hinten keine klaren Grenzen, weil die Verdickung des Ektoderms in jener Richtung anhält und erst beim Somiten-Gebiet an Breite etwas abnimmt.

Im Gegensatze zu Chiarugi's Aufstellungen in Betreff der Säugethiere (11, pag. 50) neige ich mit His dazu, diese Verdickung des Ektoderms in der Gehörzone als eine Fortsetzung der schon im ersten Stadium als Zwischenfurche oder Zwischenstrang hervorgetretenen Verdickung zu betrachten.

Das Mesoderm bildet in dieser Zone eine ziemlich dichte Zellen-Anhäufung von dreikantigem Querschnitt. Noch kann man jedoch vor der Gehörzone keinerlei strahlige Anordnung der Zellen bemerken, die sich als Somit deuten liesse. Eine derartige Anordnung lässt sich deutlich erst auf der Höhe des achten Abschnittes nachweisen, welcher weiter nach hinten liegt. Diesen Somiten glaube ich für den von J. Platt (51) als Kopfsomit *b* und von Goronowitsch als zweiten rudimentären Kopfsomit bezeichneten halten zu dürfen.

Drittes Stadium. — Bei den Querschnitten (10 μ) eines Embryo mit acht Primitiv- und einem bloss angedeuteten Somiten, grenzen die Falten nach vorn an einander, gehen im Gebiet des Mittelhirns und bis zur vorderen Grenze des dritten Bläschens vollständig in einander über, und treten dann hinter diesem Letzteren über den ganzen Embryo hin wieder auseinander.

Das Ektoderm hat in seinem seitlichen Rückentheile ungefähr dieselbe Gestaltung wie im vorhergehenden Stadium, doch lohnt es sich bei einigen Besonderheiten zu verweilen, welche sich bei dessen Verdickung in den einzelnen Abschnitten des Embryonalkörpers vorfinden.

Bei der Gehörzone ordnen sich die Zellen, auf dem Niveau des stärksten (dicksten) Theils in drei, dagegen am Rande des mittleren und seitlichen Theils in nur zwei Reihen.

Diese Zellen hängen fester zusammen als im vorhergehenden Stadium; auf der Oberflächen-Schicht kommen verstreut mitotische Figuren zum Vorschein.

Im Somiten-Bezirk ist die Anordnung der Zellen an einzelnen Stellen noch eine zweischichtige, anderswo nur einschichtig.

Ganz besonders aber verdient hervorgehoben zu werden, dass sich zwischen den einzelnen Zellen mehr oder weniger grosse Hohlräume bilden, durch welche jede Zelle, losgelöst von ihren Nachbarinnen, peripherisch nach einer der zwei Grenzlinien des Ektoderms getrieben wird (Taf. XXXII, Fig. 3 a u. 3 b). Es offenbart sich darin eine gewisse Rückbildung des Ektoderms, welches an dieser Stelle einzellig zu werden scheint, ein Zustand, der in späteren Stadien definitiv eintritt.

Noch fehlt beim Kopfdarm jedes Anzeichen von Darmtaschen.

In der Bauchgegend der Gehörzone treten in diesem Stadium die ersten Anzeichen des Herzens hervor.

Viertes Stadium. — Bei einem Embryo mit 9—10 Somiten (Querschnitte 10 μ) sind die Rückenmarkfalten vorn vollkommen vereint, auf eine kurze Strecke weiter hinten wieder getrennt, dann im Niveau des hinteren Gehirnbläschens, und den ganzen Rücken entlang an einander angrenzend.

Der Zustand des Ektoderms ist mit geringen Abweichungen derselbe wie im vorhergehenden Stadium, nur dass im Niveau der Gehörzone eine deutlichere Einsenkung bemerklich wird und die hintere Grenze der Zone klarer hervortritt.

Sodann zeigen die Zellen des Ektoderms in der Rumpfgegend ein loseres Gefüge und eine zunehmende Tendenz zu bloss einschichtiger Anordnung.

Im Mesoderm findet sich, in der vorderen Hälfte der Oblongata, also auf der Vorderseite der Gehörzone, durch die strahlige Anordnung seiner Zellen ziemlich klar ein Somit angedeutet — J. Platt's Kopfsomit *a* oder nach Goronowitsch der erste rudimentäre Kopfsomit.

Fünftes Stadium. — Bei einem Embryo mit 11 Somiten (senkrechte Durchschnitte 10 μ) sieht man die Gehörzone nach hinten deutlicher abgegrenzt, indem die Einsenkung des Ektoderms, aus der sie hervorgeht, weiter fortgeschritten ist. Von nun an kann man demnach von einer Gehör-Invagination sprechen.

Diese Einsenkung hat für das darunter liegende Mesenchym eine excentrische Verrückung der Zellen zur Folge. Ich halte für wahrscheinlich, dass diesem Gebietstheil ursprünglich die Bildung eines rudimentären Somiten entsprach. Zu dieser Annahme stimmt der Umstand, dass der in dieser Periode von der Gehör-

Invagination eingenommene Raum dieselbe Länge hat, wie der voraufgehende und der nachfolgende Somit (Taf. XXXII, Fig. 4). Es würde demnach, entgegen der Meinung der einschlägigen heutigen Forscher, die Zahl der rudimentären Kopf-Somiten in Hühner-Embryonen auf vier steigen.

Goronowitsch zählt deren in der That, in Uebereinstimmung mit J. Platt, nur drei, welche sich in der Richtung nach dem Schädel hin bilden, und zwar zwei davon hinter, der dritte vor der Gehör-Invagination.

Abgesehen von der Bedeutung, die meine Betrachtungsweise der Segmentation des Kopfmesoderms beim Huhne für die Herstellung einer Homologie zwischen den Kopfsomiten der verschiedenen Wirbelthiere haben kann, darf ich gleich jetzt hervorheben, dass in den Querschnittflächen, die dem Gebiete des ersten Somiten und demjenigen der Gehör-Invagation entsprechen, nach und nach die Anlage des Hyoid-Bogens erscheint. Nun ist bekannt, dass v. Wijhe und Dohrn durch ihre Forschungen zu der Annahme geleitet worden sind, es habe sich der Hyoid-Bogen aus zwei ursprünglich getrennten Bögen gebildet. In diesem Falle würden das erste Kopfsegment und das dem Gehörbläschen entsprechende Segment ganz richtig die mittleren Rückensektionen der beiden seitlichen Bauchsegmente darstellen, welche ihnen im zweigetheilten Hyoid-Bogen entsprechen würden.

Sechstes Stadium. — Ein Embryo mit 13 Primitiv-Somiten (Querschnitte 10 μ) könnte zur Bestätigung dieser Beziehungen zwischen der Gehör-Invagination und den rudimentären Kopfsomiten dienen. Der erste Kopfsomit vor der Gehör-Invagination ist schon zergangen, und derjenige auf der Hinterseite, an seinem Kopfende stark mitgenommen von der fortschreitenden Gehör-Einsenkung, geht ebenfalls der Auflösung entgegen (Taf. XXXII, Fig. 5).

Die *Oblongata* zeigt sich in den beidseitig anstossenden Schnitten als aus einer Reihe von fünf, nicht völlig gleich langen Segmenten zusammengesetzt.

Ohne für diesmal auf die neulich von v. Kupffer aufgeworfene Frage nach der Bedeutung dieser Zusammensetzung einzugehen, hebe ich nur hervor, dass man, mit Bezug auf diese Metamerie der Oblongata, der Gehör-Invagination das Gebiet zwischen dem vierten und fünften Neuromer zuweisen kann, über welchem sie sich in der Mitte befindet.

Siebentes Stadium. — Bei einem Embryo mit 15 Somiten (Querschnitte 10 μ), in welchem die amniotische Kopfkappe die ersten sieben Schnitten schon bedeckt, zeigt das bei dem vorderen und mittleren Bläschen nunmehr einschichtige Ektoderm, in den ersten Abschnitten des hinteren Bläschens eine seitliche Verdickung, welche sich nach hinten fortsetzt und in der seitlichen Rückenverdickung der Gehör-Invagination ausläuft (Taf. XXXII, Fig. 6). Da, wo das Ektoderm infolge zweischichtiger Anordnung seiner Zellen seitlich anschwillt, stösst die erste Schlundtasche an dasselbe.

Gleich hinter der Gehör-Invagination verdickt sich das seitliche Ektoderm wieder an der Stelle, wo von der Darmseite her die Anlage zur 2. Schlundtasche sichtbar wird.

Es hebt sich somit die Gehör-Invagination, welche in diesem Stadium nach der Rückseite von den ihr voraufgehenden, sowie von den auf sie folgenden Abschnitten klar abgegrenzt ist, nach der Bauchseite hin von der Verdickung des Ektoderms in der Branchialzone weniger deutlich ab.

Die die Gehör-Invagination bildenden Zellen vertheilen sich da, wo dieselbe ihre grösste Dicke erreicht, auf drei Schichten; gleichzeitig sind auf der Oberflächenschicht mitotische Figuren sichtbar — scheinbar im Widerspruch mit dem anstossenden Gehirnrohr, in welchem die Mitosen die mittlere Zone einnehmen — was sich jedoch aus der Analogie des Invaginationsprocesses ergiebt, aus welchem beide Organe hervorgehen.

Noch verdient eine besondere Erwähnung die Stellung, welche in diesem Stadium diejenigen Zellen einnehmen, die in den verschiedenen Gebieten den sogen. Ganglienkamm bilden.

Nachdem jede Spur von primären Leistenstreifen verschwunden ist, vereinigen sich die Zellen der sekundären Leisten beim Vordertheil der Oblongata, dicht hinter der Stelle, wo die erste Schlundtasche an das Ektoderm stösst, mit den vom Mittelblatt herrührenden Zellen zur Bildung eines Stranges, welcher die Wölbung des Gehirnrohrs mit dem, wie wir wissen, nunmehr verdickten und Zellen von sich abgebenden Ektoderm der Branchialregion verbindet. Diesen bezeichnete Goronowitsch als ersten Periaxalstrang, indem er ihn für die erste Anlage des Stütz- und Bindegewebes für den Gesichtsnerven hielt, — im Gegensatz zu der Mehrzahl der Forscher, welche darin einen richtigen Nerven bezw. ein Ganglion erblickten, das an seinem äussersten Ende in das Ektoderm aufgehe, um ein sogen. Branchial-Sinnesorgan zu bilden.

Bei der Gehör-Invagination füllen jene Zellen, welche eine Ver-

einigung zwischen den sekundären und tertiären Leistenstreifen bewerkstelligen, den schmalen Raum zwischen den Hinter- und Seitentheilen der Rückenmarks-Platte und dem mittleren Rand der Invagination selbst aus. In den vorderen Abschnitten dieser Letzteren bewegen sich einige Zellen bauchwärts, während in den mittleren Abschnitten, in welchen der Boden der Einsenkung auf das Gehirnrohr zu ruhen kommt, die Zellen in dem oben erwähnten Raume wie festgeklemmt verbleiben (Taf. XXXII, Fig. 6).

Hinter der Gehör-Invagination bilden die Zellen der tertiären Leisten einen Strang, der über den Somit dieses Abschnittes hinweg sich nach aussen und unten gegen das verdickte Ektoderm der Branchialzone hin wendet.

Nebenbei beobachtete ich einen Embryo von *Emys europaea*, dessen Entwickelungsstufe, nach dem Charakter des Rückenmarkrohrs und nach den ersten Anzeichen einer an das Ektoderm anstossenden Darmtasche derjenigen des eben beschriebenen Hühner-Embryos entsprechen dürfte; in demselben ist die Gehörzone durch eine leichte Einsenkung des Ektoderm schwach angedeutet und letzteres besteht an dieser Stelle aus drei, von den Nachbargebieten nach der Rück- und nach der Bauchseite nicht klar abgegrenzten Zellenschichten.

Achtes Stadium. — In einem Embryo mit 18 Primitiv-Somiten, der ausser dem für die Hirnregion bereits Bemerkten eine erhebliche Verdünnung der Oblongata-Wölbung aufweist, ist das Verhalten des Ektoderms zu der Gehörzone ungefähr dasselbe wie im vorigen Stadium.

Der Invaginationsprocess tritt, namentlich in den hinteren Gebieten, etwas deutlicher hervor. Nach vorn hebt sich die Invagination von der Verdickung des Ektoderms in der Branchialzone schärfer ab und setzt sich nach hinten in der Verdickung eben dieser Zone an der Stelle fort, wo sie der zweiten, an sie anstossenden Schlundtasche gegenübertritt.

Der erste Periaxalstrang zieht sich nach der Bauchseite in die Anlage des bereits angedeuteten Hyoidbogens hin; hinter der Gehör-Invagination geht das Zellenbündel (der Zellenstreifen), welches in diesem Stadium einen zweiten Periaxalstrang bildet, distalwärts in das zellenerzeugende Ektoderm über. Entgegen dem vorigen Stadium tritt aber dieser Strang in keine Beziehungen zum Somiten des Abschnitts, denn dieser rudimentäre Somit (*b* bei Platt) ist gänzlich verschwunden.

Neuntes Stadium. — In einem Embryo mit 19 bis 20 primitiven Somiten ist das Ektoderm der Branchialzone auf der Höhe des Berührungspunktes mit der ersten Schlundtasche auf eine einzige Schicht zurückgegangen. In den von dieser Schlundtasche weiter nach hinten gelegenen Abschnitten tritt die Anlage

des Hyoidbogens, in welchem sich der distale Theil des ersten Periaxalstranges fortsetzt, deutlicher hervor. Der dem Strange nächstgelegene Abschnitt unterhält zu der Wölbung des Gehirnrohres keine Beziehungen mehr, wohl aber zu der Seitenwand desselben.

Die Gehör-Invagination, deren vorderer Rand der sechsten hinteren (Schwanz-)Sektion der ersten Schlundtasche entspricht, tritt nach der Schwanz- und Bauchseite schärfer hervor. Das sie bedeckende Epithel gelangt zur grössten Dicke auf der Höhe der hinteren Bauchseite, da, wo die Zellen in drei oder vier Schichten liegen, in deren oberster zahlreiche mitotische Figuren vorkommen.

An der hinteren Grenzlinie der Gehör-Invagination zieht sich deren distaler Rand bauchwärts, ohne genaue Abgrenzung, nach dem verdickten Ektoderm der Branchialzone — gegenüber oder neben der zweiten Schlundtasche — hin. Weiter nach hinten nähert sich die dritte Schlundtasche dem hier ebenfalls verdickten Ektoderm.

In dem zwischen dem Rückenmarkrohr und der Gehör-Invagination belegenen Raume ist jede Spur des sogen. Ganglienkammes verschwunden. Nur in den hinteren (Schwanz-)Abschnitten bewegen sich einige Zellen der diesen Raum einnehmenden tertiären Kämme nach rückwärts und bilden einen schief nach aussen, hinten und unten, nach der Anlage des ersten und zweiteu Branchialbogens hin verlaufenden Strang.

Diesen Strang hatte Marshall als N. glossopharyngeus aufgefasst und dementsprechend (66, pag. 36: Taf. III, Fig. 23) die Verbindung wiedergegeben, die derselbe an seinem Proximalende mit der Gehör-Invagination eingeht, indem er deren hinteren Pol umschliesst. Goronowitsch sieht darin ein Anwachsen der in diesem Stadium hervortretenden Kopfkrümmung; meinerseits deute ich den Vorgang als eine Verdrängung des mittleren Theils des zweiten Periaxalstranges durch die Gehör-Invagination nach hinten, welche nach der Bauch- und Hinterseite vorrückend, in diesem Stadium mit ihrem Abschluss beginnt.

Zehntes Stadium. — Für das folgende Stadium diente mir ein quer zur Körperaxe (10 μ) geschnittener Embryo mit 23 Somiten, in welchem die vordere Flexion des Kopfes (Kölliker) schon begonnen hat, ohne dass jedoch durch das mittlere Gehirnbläschen — welches erst in dem siebenten Schnitte zum Vorschein kommt — der Vertex gebildet worden wäre. Die seitliche Lage des Kopfes nach links lässt sich deutlicher erkennen.

Vor allem glaube ich in diesem Stadium die Beziehungen hervorheben zu sollen, welche die schärfer markirte Gehör-Invagination zu dem deutlich sichtbaren Hyoidbogen und zu den ihn begrenzenden Schlundtaschen eingeht. An der vorderen Grenzlinie bleiben

diese Beziehungen, durch sechs Schnitte von dem Berührungspunkte der ersten Schlundtasche mit dem Ektoderm nach hinten unverändert, sodass der Boden der Gehör-Invagination um drei Schnitte weiter nach hinten zu liegen kommt, als der Berührungspunkt der zweiten Tasche mit dem Ektoderm. Der die äussere Grenze bildende Bauchrand hebt sich nach hinten immer mehr, sodass die Invagination in den letzten drei Schnitte völlig geschlossen erscheint. Zu diesem Abschluss, der sich in der Richtung von hinten und unten nach oben und vorn vollzieht, trägt ausser der erwähnten Erhebung des Bauchrandes der Invagination gleichzeitig das Einsinken des Rückenrandes bei. Da wo beide Ränder zusammentreffen, stösst man auf zahlreiche mitotische Figuren (Taf. XXXII. Fig. 7 u. 7 a). Gegen die Mittelfläche hin kommt die Gehör-Invagination in dem grösseren Theil ihrer Ausdehnung auf das Gehirnrohr zu liegen, so jedoch, dass beide Theile von einander und von den betreffenden angrenzenden Membrangebilden sich deutlich abheben. Das die Invagination bekleidende Epithel besteht im hinteren Bauchabschnitte aus in fünf bis sechs Schichten aufgereihten Zellen.

Elftes Stadium. — Das folgende Stadium ist vertreten durch einen Embryo mit einem Front-Durchmesser von 1,3 mm. Der Vertex entspricht dem mittleren Bläschen. Das Amnion umhüllt den Embryonalkörper ungefähr zur Hälfte.

Die Durchschnitte (10 μ) sind in einer schief zur allgemeinen Körperaxe liegenden Fläche vorgenommen und zwar parallel mit den in der Anlage erkennbaren Visceralbögen.

Das erste Anzeichen der Gehör-Invaginaton erscheint sieben Schnitte nach hinten von der ersten Schlundtasche, in Form einer mit der Peripherie nicht zusammenhängenden Zellen-Ansammlung; in den acht folgenden Schnitten ist die Gehör-Invagination nach aussen wieder offen, in den drei letzten neuerdings geschlossen.

Auf der noch offenen Strecke der Invagination hat sich jedoch der Rückenrand etwas gesenkt und dadurch dem sich erhebenden Bauchrand genähert (Taf. XXXII, Fig. 8).

Es sei gleich hier daran erinnert, dass, was den Entwickelungsprozess betrifft, der inneren Wand der spätern Gehörblase der Recessus labyrinthi entspricht, eine Sackbildung, welche sich von jener Wand ablöst und sich nach oben und vorn hinzieht. Dass daher der Rückenrand noch vor erfolgtem Schlusse der Gehör-Invagination sich einsenkt, beweist, dass bei Hühner-Embryonen der Recessus labyrinthi nicht dem Punkte entspricht, wo das Gehörbläschen zum letzten Mal mit dem Ektoderm in Contakt steht.

Die Beziehungen der Gehör-Invagination zu der ersten Schlundtasche sind in diesem Stadium unverändert, während ihre hintere Grenzlinie um einige Schnitte weiter nach hinten gerückt

ist als die zweite Schlundtasche. Die dritte Schlundtasche stösst in drei Schnitten von der Gehör-Invagination an das Ektoderm.

Zwölftes Stadium. — An einem Embryo von 2 mm Front-Durchmesser habe ich Querschnitte (10 μ) zu der Längenaxe des Körpers vorgenommen, und zwar derart, dass sie, der Kopfkurve entsprechend, frontal auf die vordere Kopfregion fallen.

Kurz hinter der Anlage des für den Nerven V bestimmten Gewebes (s. die Beschreibung von Goronowitsch) erscheint der erste Periaxalstrang, der sich nunmehr deutlich als Zellenstrang ausweist, der zur Bildung des Verbindungsgerüstes eines Nervenstammes bestimmt ist und deshalb als „nerventragender Stamm bezeichnet“ werden darf. Noch ist es auf dieser Entwickelungsstufe nicht möglich im Proximal-Abschnitte dieses Stammes einen für den Facialis und einen für den Acusticus bestimmten Theil auszuscheiden, und so erklärt sich, bei der damals obwaltenden Ansicht von deren Bildung, wie Balfour (3) für die Selachier, Marshall (46) und Beraneck (72) für die Vögel, für Facialis und Acusticus einen gemeinsamen Ursprung angenommen und damit vom embryologischen Standpunkt aus Gegenbaur's Ansicht gestützt haben, dass nämlich der Acusticus den Ramus dorsalis des Facialis darstelle. Ohne diese Möglichkeit, insoweit sie sich auf vergleichend anatomische Forschungen stützt, geradehin leugnen zu wollen, wird man doch bei der heutzutage für jenen Stamm gewonnenen Beurtheilung zugeben müssen, dass auch die embryologische Betrachtungsweise keine Entscheidung bringt. Und da man thatsächlich von Nervus facialis und Acusticus erst sprechen kann, wenn die betreffenden neuroblastischen Verlängerungen aus dem Gehirnrohr aus- und in das Stützgerüste eintreten, so erkläre ich mich gleich hier mit Goronowitsch dahin, dass bei den Vögeln der VII. Nerv einen von denjenigen des VIII. verschiedenen Ursprung hat.

Der genannte Forscher ist jedoch dabei nicht weiter auf die Beziehungen eingetreten, die der nerventragende Stamm schon auf dieser Entwickelungsstufe zur Gehörblase eingeht. Bereits in den zwei nächstvorhergehenden Stadien haben wir beobachten können, wie die vorderen Grenzlinien der Gehör-Invagination sich von den anstossenden Zellen des Periaxalstranges nicht scharf abhoben. Im vorliegenden Stadium treten die zwei Bildungen in noch innigere Berührung. Aus den graphischen nach His' Methode vorgenommenen Rekonstruktionen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass der akustiko-faciale nerventragende Stamm auf seinem Wege zur Bauchseite des Hyoidbogens, nach dem nach unten und vorn gerichteten Boden der Gehörblase eine Reihe spindelförmiger Zellen entsendet, die mit derselben in enge Verbindung treten.

Die Zellen des nerventragenden Stammes neigen dann auch an dieser Stelle an ihrer Hauptachse nach verschiedenen Richtungen hin und unterscheiden sich nur durch diese unregelmässige Lage von denjenigen des anstossenden Gehör-Epitheliums; irgend eine zweipolige Zelle, die als Ganglienzelle angesehen werden könnte, ist unter ihnen noch nicht erkennbar. — Die der Blase am nächsten liegenden erscheinen, bei verschiedener Neigung, wie eingekeilt zwischen zwei peripherischen Zellen des Epitheliums, sodass es schwer hält zu sagen, ob sie von diesem letzteren oder von dem nerventragenden Stamme herrühren — (Taf. XXXII, Fig. 9).

Das distale Ende des Stammes läuft, mit Ausnahme des schon besprochenen, für die Gehörblase bestimmten Theils, zum Hyoidbogen und weist daselbst in kontinuirlichem Zusammenhang mit dem über der hyomantibularen Oeffnung gelegenen, verdickten und Zellen abstossenden Ektoderm eine Zellen-Anschwellung auf.

Dieser Vereinigungspunkt enspricht dem von Froriep (22) für die Säugethiere, sowie gleichzeitig von Beard (5) für die Selachier beschriebenen. Beraneck (8) und Kastschenko (39) haben bei Vögeln am 3. und 4. Tage der Entwickelung ähnliche Bildungen vorgefunden. Sie haben dieselben — wie sie sich auch bei den andern Oeffnungen an den Stämmen des V., IX. u. X. Nerven zeigen — übereinstimmend als Branchial-Sinnesorgane gedeutet.

Die Gehörblase ist in diesem Stadium vollständig geschlossen. Das ihre Höhlung bekleidende Epithel erreicht seine stärkste Dicke bei der Stelle, wo der nerventragende Stamm auf gleichem Niveau an sie anstösst, d. h. beim Bauchpol. In diesem Stadium überhaupt und speciell an dieser letzten Stelle ist die Anordnung der mehr peripherischen Zellen des Gehör-Epitheliums eine gedrängtere, im Gegensatze zu einer gewissen Lockerheit der Mittelschicht in der Richtung nach der Höhlung hin, wo die Zellenkerne seltener hervortreten und durch eine durchsichtige, nicht deutlich begrenzte Substanz (ob Spongioblasten?) von einander getrennt sind, und wo zugleich mitotische Figuren vorwiegen. Dieser Zustand, in dem ich die ersten Anzeichen der Maculae acusticae erblicke, entspricht den für eben dieses Stadium in der innersten Schicht des anstossenden Nervenrohres angestellten Beobachtungen (s. die eingehenden Studien von His (35 u. 36).

Auf Grund vorgenommener graphischer Rekonstruktionen füge ich noch hinzu, dass die Gehörblase im vorliegenden Stadium noch die hintere Rückensektion des Hyoidbogens und die vordere Rückensektion des ersten Branchialbogens einnimmt, dergestallt, dass die zweite Branchialöffnung, bei Verlängerung nach oben, die Gehörblase im Vereinigungspunkt ihrer zwei vorderen mit dem dritten hinteren Dritttheil durchschneiden würde.

Das Eintreten eines Ausläufers der tiefen Halsader zwischen die Gehörblase und das Gehirnrohr trägt dazu bei, in diesem Stadium die beiden Gebilde, aus einander zu halten (Taf. XXXII, Fig. 9).

Die aus den vorstehenden Beobachtungen sich ergebenden Schlussfolgerungen betreffen hauptsächlich Hühner-Embryonen. Von andern Sauropsiden habe ich nur wenige Embryone untersucht und kann daher nicht von der ganzen Klasse reden. Folgendes glaube ich feststellen zu können:

1. Das erste Anzeichen des Gehörorgans besteht in dem Hervortreten einer Zone von verdicktem Ektoderm — Gehörzone — längs der noch offenen Medullarrinne; dieselbe lässt sich von den Nachbargebieten noch nicht genauer abgrenzen (I. Stadium).

2. Die Abgrenzung der Gehörzone, in seitlicher Richtung zur dritten Gehirnblase, vollzieht sich infolge eines Prozesses, durch welchen das ihr voraufgehende und nachfolgende Ektoderm einzellig wird, während es sich zugleich in der Gehörzone fortwährend verdickt, eine Verdickung, die auf Proliferation der der Oberfläche zunächst liegenden Schicht beruht (II. III. u. IV. Stadium).

3. Die Ausdehnung und die Verbindungen der Gehörzone bei Beginn der Invagination lassen darauf schliessen, dass ihr ein rudimentärer Kopfsomit entspricht, dessen vollständige Erscheinung nur durch die in der betreffenden Region eintretende Einsenkung verhindert wird (V. Stadium).

4. Mit Bezug auf die Metamerie der Oblongata kann der Gehör-Invagination das Gebiet zwischen dem 4. und 5. Neuromer angewiesen werden (VI. Stadium).

5. Bei Erscheinen der Schlundtaschen hebt sich die Gehörzone von den an der Rückseite ihr voraufgehenden und nachfolgenden Abschnitten des Ektoderms schon deutlich ab und setzt sich durch Verdickung der Branchialzone nach der Bauchseite hin fort (VII. Stadium).

6. Der Abschluss der Gehör-Invagination, welcher von den hinteren Partien ausgeht, erfolgt durch Verschmelzung des Bauchrandes, der infolge Vermehrung seiner Zellen sich erhebt, mit dem Rückenrande, der infolge eines analogen Vorganges einsinkt. Der Recessus labyrinthi findet sich am äussersten Rückenende schon angedeutet, bevor die Blase sich vollständig vom Ektoderm abtrennt (VIII. Stadium).

7. Der von der Gehör-Invagination eingenommene Raum entspricht in den Anfangsstadien der Rückenabschnitte der hinteren

Hälfte der Anlage des Hyoidbogens. Bei fortschreitender Entwickelung verschiebt sich die Rücken-Grenzlinie der Invagination weiter nach hinten, sodass nach erfolgter Schliessung der Blase die zweite branchiale Oeffnung der Verbindung der zwei vorderen mit dem dritten hinteren Drittheil der Blase entsprechen würde (IX. bis XII. Stadium).

8. Dem Erscheinen des Gehörnerven geht die Bildung eines Stranges spindelförmiger Zellen voraus, der das Stützgewebe für die Facialis- und Acusticus-Gruppe zu bilden hat. Die zwei Nerven entspringen jedoch, in verhältnissmässig später Epoche, völlig von einander geschieden (VII. bis XII. Stadium).

9. Die Histogenese des Gehör-Neuroepitheliums nimmt, — wenigstens in den früheren Perioden — einen ähnlichen Verlauf wie die des Rückenmarkrohres, infolge dessen die Stützzellen (Spongioblasten) sich von denjenigen des Neuroepitheliums (Neuroblasten) absondern.

III. Ichthyopsiden.

Bei den Untersuchungen, die ich an den mir zugänglichen Embryonen von Ichthyopsiden vorgenommen habe, lag die Absicht zu Grunde festzustellen, ob die für zahlreiche Stadien von Sauropsiden-Embryonen erlangten Resultate auch hier zutreffen würden, namentlich, was die verschiedenen Phasen des Ganglienkammes in seinem Verhältniss zur Gehörblase betrifft. Ausserdem habe ich die verschiedenen Modalitäten nachzuweisen versucht, welche die Entwicklung der Gehörblase bei dieser Klasse zu durchlaufen hat, sei es nun, dass sie — wie bei den Selachiern — vermittelst des Aquaeductus vestibuli in beständiger Verbindung mit der Aussenwelt bleibt, sei es, dass sie, infolge ihrer Entstehung aus der Tiefschicht des Ektoderms, von Anfang an von jeder Verbindung nach aussen abgeschlossen ist, wie bei den anurischen Amphibien.

a) Selachier.

Seit Gegenbaur (24) auf vergleichend anatomischem Wege nachgewiesen hat, dass die Selachier zu den primitivsten und mindest differenzirten Wirbelthieren gehören, ist in den letzten Jahren die embryologische Forschung auf diesem Felde besonders thätig gewesen.

Bei dem Studium der betreffenden Embryonen habe ich

daher die Forschungen von Balfour (3), Marshall (47), v. Wijhe (63), sowie die neueren Arbeiten von Beard (6), Dohrn (13), Kastschenko (40) und Mitrophanow (50) beständig vor Augen gehabt, welche sich sämmtlich vorzugsweise mit den Fragen über die Bildung des Kopfes und des peripherischen Nervensystems beschäftigen.

Bei einem Embryo von *Mustelus v.* von 1 mm Länge (Querschnitte 10 μ) steht den ganzen Embryonalkörper entlang die Medullar-Platte noch weit offen; beim Somitengebiet zeigt sie eine gewisse Erhebung.

In dem von der Medullar-Platte und dem anstossenden Ektoderm gebildeten einspringenden Winkel lassen sich einzelne, gegen das erstere wie gegen das letztere abgegrenzte Zellen-Ansammlungen unterscheiden, in denen Beard (6, pag. 173, Taf. XVI, Fig. 4), die ersten Anlagen des Ganglien-Systems sieht.

Wie derselbe bemerkt, besteht das Ektoderm im Gebiete des rudimentären Ganglions, und noch etwas darüber hinaus, aus verschiedenen Zellenschichten. Diese verdickte Strecke würde der von His beim Huhn als Zwischen- oder Ganglienrinne bezeichneten entsprechen.

In diesem Stadium und im Gebiete dieser Rinne lässt sich eine Gehörzone nicht feststellen.

Bei einem Embryo von *Mustelus v.* von $3\frac{1}{2}$ mm Länge (Querschnitt 10 μ) ist das Rückenmarkrohr geschlossen, die Gehirnbläschen schon angedeutet und die Kopfkurve so hervortretend, dass der Vertex dem Mittelhirn entspricht. Die Augenblasen sind noch mit dem vorderen Bläschen vereinigt.

Der Mangel an Zwischenstadien hat mir nicht erlaubt, die ersten Entwicklungsphasen des sogen. Ganglienkammes zu verfolgen, den Mitrophanow den allgemeinen Grundkeim des peripherischen Nervensystems nennt, und muss ich mich für dieses Stadium auf folgende Bemerkungen beschränken:

1. In Verbindung mit den an der Grenze zwischen der mittleren und hinteren Gehirnblase gelegenen Gebieten lässt sich ein Strang von vorwiegend spindelförmigen Zellen erkennen, dessen Proximalende mit dem Hinterhirn in Verbindung steht und von welchem aus — der Aussenseite der Kopfhöhle dieser Region entlang — ein Zweig sich nach vorne hin zieht.

2. Kurz (2 Schnitte) hinter dem Punkte, wo die erste Darmtasche an das Ektoderm stösst, lässt sich ein zweiter Strang von vorwiegend spindelförmigen und kettenartig aufgereihten Zellen erkennen, dessen Proximalende mit der Wölbung des Nervenrohres in Verbindung steht. Dieser Strang wurde erst (von Balfour, Marshall, v. Wijhe, und auch Beard) für den gemeinsamen Stamm des Facialis und Acusticus, dann, (von Beard, Kastschenko und Mitrophanow) für die Anlage des acusticofacialen Ganglion gehalten.

Die Beziehungen, welche in Betreff der Lage, der Anordnung und des Charakters der Zellen bestehen, welche dieses sowie das analoge, bei den Vögeln angetroffene Gebilde ausmachen, lassen mich darin allerdings eine direkte Abzweigung des sogen. Ganglienkammes dieser Region erblicken (Goronowitsch's sekundäre Leisten), dieselbe jedoch für einen Stütz- und Verbindungsstamm für Facialis und Acusticus zugleich halten, da in diesem Stadium — und allermindestens am Proximalende — noch keinerlei Unterschied zwischen den zwei Stämmen hervortritt. Das distale Ende dagegen neigt bereits zu einer Zweitheilung und während der vordere dem Facialis zugetheilte Abschnitt sich nach unten, gegen die Anlage des Hyoidbogens hinzieht und mit dem verdickten Ektoderm verschmilzt (Branchial-Sinnesorgane), verläuft der hintere, für den Gehörnerven bestimmt Abschnitt weiter nach hinten, gegen die Bauchseite der Gehör-Invagination hin und schmiegt sich an deren vordere Hälfte an, ohne jedoch in dem vorliegenden Stadium in engere Verbindung mit ihr zu treten (Taf. XXXII, Fig. 10).

Die Gehör-Invagination, deren erste Anzeichen in dem von dem Proximalschnitt des nervenbildenden Stammes zunächst nach hinten gelegenen Schnitte auftreten, rückt um sieben Schnitte nach hinten. Das dieselbe bekleidende Epithelium besteht aus Zellen mit deutlich ovalem Kern, welche da, wo es am dicksten ist, drei oder vier Schichten bilden.

Bei einem Embryo von *Mustelus v.* von 4 mm Länge, in welchem der Dehnungsprocess der Wölbung der hinteren Gehirnblase schon begonnen hat, beziehen sich die Abweichungen von dem vorigen Stadium namentlich auf die Stellung des Proximalendes des akustikofacialen Nervenstammes zum Gehirnrohr, welches in diesem Stadium von jenem seitlich gestreift wird.

Das Zusammentreffen beider Umstände bekräftigt die von Marshall für die Verschiebung des Proximalendes gegebene Deutung, auf die ich bereits bei den Sauropsiden (IX. Stadium) hingewiesen habe.

Die in Folge einer leichten Erhöhung des Bauchrandes schärfer hervortretende Gehör-Invagination unterhält immerhin mit dem zugehörigen Distalende des akustikofacialen Stammes eine rein räumliche Verbindung.

Diese Verbindung nimmt zu bei einem 5 mm langen Embryo von *Mustelus v.*, bei welchem der Bauchrand der Invagination eine so starke Erhöhung aufweist, dass zwischen dem Boden der Gehörblase und dem ihr auf der Aussenseite entsprechenden Ektoderm ein dreieckförmiger Raum zu Tage tritt, in welchen dann das Distalende des Nervenstammes vordringt. Die Zellen dieses letzteren sind in diesem Stadium von den anstossenden, zum Gehör-Epithelium gehörigen nicht mehr genau zu scheiden, nicht mehr bestimmt diesem oder jenem zuzuweisen.

Die Schliessung der Invagination hat in diesem Stadium bereits begonnen. Der betreffende Vorgang ist, wie bei den Sauropsiden, mit einer Verschiebung des Bodens der Blase nach unten und nach hinten hin verknüpft, dergestalt, dass die Schliessung nach der Rückseite und von hinten nach vorn vor sich geht.

In diesem Stadium hat der Abschliessungsprozess der Invagination schon begonnen; wie bei den Sauropsiden hängt derselbe mit einer Verschiebung des Bodens der Blase nach unten und nach hinten zusammen, dergestalt, dass die Abschliessung nach der Rückseite hin und von hinten nach vorn erfolgt. Hierbei verdient ein den Selachiern eigenthümlicher Umstand hervorgehoben zu werden: während obiger Prozess sich vollzieht, bleibt der Bauchrand der Invagination in einer Lage, die der Verlängerung des Stiles der birnenförmigen Blase entsprechen würde, fortbestehen, ohne mit dem Rückenrande zu verschmelzen. Daher kommt es, dass das innere Ohr, eben vermöge dieses Stils, welcher dem Aquaeductus vestibuli entspricht, auch im erwachsenen Zustande in Verbindung mit dem äusseren Ohre bleibt (Tafel XXXII, Fig. 11).

Bei einem 12 mm langen Embryo von *Pristiurus mel.* (Schnitte quer zur Körperaxe 10 μμ) in welchem, dem Stadium H. Balfour's entsprechend, sechs Schlundspalten schon deut-

lich hervortreten, ist die Gehörblase vollständig geschlossen und steht nach aussen nur durch den nach oben und hinten hin verlaufenden Aquaeductus in Verbindung.

Der Punkt, wo das Proximalende des akustikofacialen Nervenstamms und das Nervenrohr zusammentreffen, wird durch einen spongioblastischen Auswuchs gekennzeichnet, der dem letzteren entspringt und durch die in diesem Punkte durchlöcherte Grenzhaut hindurchragt (Taf. XXXIII, Fig. 12-*in*). In dem vorliegenden Stadium ist an dieser Stelle im Nervenstamm eine deutliche Scheidung zu erkennen zwischen dem facialen Theil, der sich nach vorn und unten, nach dem Spiraculum hinzieht und in dem feine Fäserchen sichtbar sind, einerseits, und dem Gehörantheile andererseits, welcher nach hinten verläuft, mit seiner Bauchseite die vordere Hälfte der Gehörblase umgibt und in enge Beziehung zu derselben tritt. Zwischen dem facialen und akustischen Stamm gewahrt man ein Bündel oder einen Strang von Zellen und Fäserchen, den ich für den intermediären Nerv Wrisberg's halten möchte. Alle Zellen des Gebiets tragen noch spindelförmigen Charakter und es lässt sich keine zweipolige Zelle erkennen, die als Ganglienzelle gedeutet werden könnte (Taf. XXXIII, Fig. 12a).

Ob die Zellen, welche das erst später zum Vorschein kommende Gehör-Ganglion bilden, von denjenigen abzuleiten sind, welche ursprünglich den Nervenstamm bildeten, oder ob sie nicht eher und, wie mir scheint, wahrscheinlicher aus dem Gehör-Epithel entspringen, habe ich nicht entscheiden können.

Die Beziehungen der Gehörblase zum Branchialgebiet sind in diesem Stadium den schon beim Huhne beobachteten analog, d. h. dieselbe nimmt die hintere Hälfte des dem Hyoidbogen entsprechenden Rückenabschnitts ein und überschreitet mit dem hintersten Drittel die diesen Bogen von dem ersten Branchialbogen trennende Spalte.

Noch darf ich das Erscheinen der sogen. Seiten-Organe hier nicht unerwähnt lassen. Den Beobachtungen Balfour's entsprechend, der die ersten Spuren dieser Organe bei einem Embryo in seinem Stadium K — welches über das hier vorliegende Stadium hinausliegt — vorfand, habe ich Anzeichen solcher Organe nur in weiter entwickelten Embryonen von Sela-

chiern sowie Teleostiern (*Trutta f.*) vorgefunden, bei welchen die Gehörblase schon eine gewisse Tendenz zur Abtheilung in die verschiedenen, zur Bildung des Labyrinths bestimmten Abschnitte zeigte.

Dagegen bin ich bei dem wenig ausreichenden Material, das mir zur Verfügung stand, bei der Beschreibung der verschiedenen in Betracht gezogenen Stadien auf die noch keineswegs gelöste Frage über die Beziehungen der Gehör-Invagination zu den Kopf-Somiten nicht eingetreten.

Seit Balfour (3) zuerst die sogen. Kopfhöhlungen (head-cavities) als kephalische Verlängerungen der Körper-Höhlungen beschrieben und auf die Segmentirung des Kopfes angewandt hat, sind allerdings über diese Frage eine ganze Reihe von Arbeiten erschienen, wobei die Zahl der Kopfsegmente bei Selachiern-Embryonen von acht (Balfour) auf neun (v. Wijhe, 63) und weiter auf 17—18 (Kilian 41, I. Platt 52) ja bis auf 19 (Dohrn 14) gebracht wurde, wogegen dann Rabl (53) unter scharfer Kritik der genannten Arbeiten erklärt, man dürfe primitive Segmente in einer Anzahl von zweien oder höchstens dreien nur im Hintertheil des Kopfes annehmen. Es gewänne demnach den Anschein, als ob die rudimentäre Kopf-Segmentirung der Selachier auf das Maass des oben von mir für die Sauropsiden festgestellten Typus zurückzuführen sei.

Aus den vorgeführten Beobachtungen über die Entwickelung der Selachier dürfte sich Folgendes ergeben:

1. Bei den ersten Entwickelungsphasen der Rückenmarkrinne tritt an deren Seiten ein verdickter Ektoderm-Kamm auf, in welchem sich die Gehörzone abhebt.

2. Goronowitsch's Deutung des sogen. Ganglienkamms bei den Vögeln, dass derselbe nämlich Stütz-Elemente an das peripherische Nervensystem abgebe, lässt sich auf die Salachier anwenden. Eine Trennung des akusticofacialen Nervenstammes in einen für den Facialis, und einen zweiten, für den Akustikus bestimmten Abschnitt lässt sich nachweisen, noch bevor in ihm Spuren von Nervenfasern oder von Ganglienzellen hervortreten.

3. Die ersten histogenetischen Veränderungen im Gehör-Epithelium, welche auf das Hervortreten der Maculae acusticae hindeuten, beginnen in früherer Zeit als bei den Hühner-Embryonen.

4. Die Gehörblase liegt mit zwei Drittheilen in dem der

hinteren Hälfte des Hyoidbogens entsprechenden Gebiet der Rückseite des Embryo.

5. Nach schon erfolgter Ausbildung der Gehörblase sind noch keine Seitenorgane hervorgetreten.

b) Anuren.

Wie Chiarugi richtig bemerkt, muss jede Arbeit über die Embryologie der Amphibien immer wieder von Götte's klassischem Werke über die Entwickelung des Bombinator igneus (35) ausgehen.

Abgesehen von der seither widerlegten Ansicht über die Entstehung der peripherischen Nerven aus dem Mesoderm, in welcher Götte Remak folgte, hat sich die vorliegende Studie über die Anuren, im Anschluss an das bei Sauropsiden und Selachiern Beobachtete, auf die zwei folgenden Punkte zu richten:

1. ob nach Götte's Meinung die Gehörblase aus einer sogenannten, den gemeinsamen Ursprung der drei höheren Sinnesorgane bildenden sensitiven Platte hervorgehe;

2. welchen Antheil die Elemente des sogen. Ganglienkamms an der Bildung der von Götte zuerst hervorgehobenen Kopfsegmentirung des Mesoderms haben.

Bekanntlich lässt Götte gleich aus den ersten Umwandlungen des in eine äussere „Deckschicht“ prismatischer Zellen und in eine tiefer liegende „Grund- oder Nervenschicht“ lockerer, rundlicher Zellen zerfallenden Ektoderms eine ovale, dicke Platte mit zwei seitlichen Bäuchen hervorgehen, der die Aufgabe zufällt das ganze Zentralnervensystem und den sensitiven Apparat der drei höheren Sinnesorgane aus sich heraus zu gestalten: — die von ihm sogenannte Axenplatte.

An dem rundlich gewölbten Kopftheil der Axenplatte beschreibt Götte für eine spätere Entwickelungsstufe das Hervortreten einer schmalen Spalte, die diesen Kopftheil in einen mittleren und einen pheripherischen Abschnitt trennt. Aus Götte's eigenen Angaben (pag. 116 und 168), zusammengehalten mit den in Fig. 58 u. 59 auf Tafel III sowie Fig. 71, 76 auf Tafel IV enthaltenen Abbildungen, lässt sich nun nachweisen, dass die von Götte als „sensitive Platte“ bezeichnete Bildung nichts anderes ist als der kurze Zeit vorher von Balfour für die

Selachier beschriebene und gezeichnete, von ihm als Ursprung der Schädel-Nerven angesehene sogen. Rückenkamm.

Trifft diese Beziehung zwischen Götte's „sensitiver Platte" und dem Ganglienkamm zu, so ist klar, dass die von Goronowitsch am Huhne angestellten, von mir für die Selachier bestätigten Forschungen über die Bedeutung dieses Kammes in ihrer Anwendung auf die Amphibien Götte's Ansicht von der „sensitiven" Platte erheblich einschränken und ein neues Licht auf die Segmentbildung des Kopfmesoderms werfen, daher denn „die frühere Auffassung, nach Chiarugi's richtiger Bemerkung (10, pag. 23), nicht mehr Stich hält und Götte's Beobachtungen nur mit der richtigen Einschränkung zur Lösung der noch schwebenden Fragen herangezogen werden können."

Bei einem Embryo von *Bufo vulg.*, mit noch weit offen stehender Rückenmarkplatte, während die Gehirnplatte etwas emporsteht, habe ich die Schnitte so angefertigt, dass ich in einerleicht nach unten und hinten geneigten Ebene das mittlere Drittheil des Kopfabschnittes der Axenplatte zerlegte.

Bei dieser Schnittführung bemerkt man in dem Winkel zwischen der Ektoderm-Oberfläche und der Seitenwand der Nervenplatte ein Bündel rundlicher, lose verknüpfter Zellen, ganz und gar denjenigen gleich, welche die Ektoderm-Grundschicht bilden, aus der sie an der Stelle entspringen, wo dieselbe nach dem Nervenrohr hin abbiegt (Tafel XXXIII, Fig. 13).

Dieses Gebilde, das Götte in einem dem vorliegenden entsprechenden Stadium (Tafel V, Fig. 85 bis Tafel VI, Fig. 119 und 114) als äusseres Seitensegment darstellt, ist offenbar als eine Abzweigung des sog. Ganglienkamms und zwar, wegen des von ihm eingenommenen Gebiets als die Primärleisten im Sinne von Goronowitsch anzusehen.

Obwohl man in diesem Stadium bemerken kann, wie das Ektoderm da, wo es an die Rückenmarkrinne herantritt, in Folge zwei- und dreischichtiger Lagerung der Zellen seines Grundblattes, etwas verstärkt ist, lässt sich doch eine Gehörzone nicht klar erkennen.

Bei einem Embryo von *Hyla arb.* von 2 mm Länge, mit vollständig geschlossenem Nervenrohr und deutlich erkennbaren Augenblasen, steht in der Nähe der dritten Gehirnblase eine

Ansammlung von Zellen, die sich von den anstossenden nur durch eine gedrängtere Aufreihung abheben, ähnlich der von Goronowitsch bei den Vögeln als „erster Periaxalstrang" bezeichneten Bildung.

Das Ektoderm weist in dem der vorderen und mittleren Gehirnblase entsprechenden Gebiete die normale Doppelschicht auf. Auf der Höhe der hinteren Gehirnblase, kurz hinter der Stelle, wo der erste Periaxalstrang hervortritt, ist jedoch die tiefer liegende Schicht des Ektoderms etwas stärker und aus Zellen zusammengesetzt, die eine cylindrische, von derjenigen der andern nächstliegenden rundlichen Zellen erheblich abweichende Gestaltung angenommen haben. Diese verstärkte Zone der tiefer liegenden Schicht des Ektoderms, welche auf die Gehör-Invagination hinweist, ist etwas eingesunken, sodass die Oberflächenschicht des Ektoderms selbst in den Schnitten die Sehne des durch die Einsenkung gebildeten Bogens angiebt (Tafel XXXIII, Fig. 14).

Abweichend von dem anstossenden Gehirnrohr, an dessen Bildung auch die Oberflächenschicht des Ektoderms Theil nimmt, geht also die Gehör-Invagination ausschliesslich aus der tieferen Schicht hervor und ist somit von Anfang an jeglicher Berührung mit der Aussenwelt entrückt.

Diese Art der Veranlagung der Gehör-Invagination bekräftigt einerseits die von Remak (54), Schenk (57) und Villy (61) gemachten Beobachtungen, steht aber in völligem Gegensatz zu Götte's Ansicht, der in jener Verdickung einen Ausfluss der sogen. sensitiven Platte sieht, deren Identität mit dem Ganglienleisten oder -Kamm ich oben nachgewiesen zu haben glaube.

Bei einem Embryo von *Hyla arbor.* von $2^1/_2$ mm (Querschnitt 10 μ), bei welchem der Dehnungsprozess der Wölbung der hinteren Gehirnblase schon begonnen hat, steht der Periaxalstrang durch sein Proximalende in Verbindung mit der Seitenwand des Nervenrohrs, das Distalende verschmilzt mit dem seitlichen Ektoderm und der ganze Strang ist deutlich als Vertreter des akustikofacialen Nervenstamms markirt.

Kurz hinter diesem Vereinigungspunkt erscheint die Gehör-Invagination im Querschnitt als ein birnförmiger Sack angedeutet, dessen nach oben und innen gerichteter Boden durch einen nach

unten und aussen gehenden Stiel noch mit der tieferen Schicht des Ektoderms zusammenhängt (Tafel XXXIII, Fig. 15).

Das die Invagination bekleidende Epithel ist in Folge dreischichtiger Lagerung cylindrischer Zellen an der Bauch- und inneren Wand etwas stärker, an der Rück- und äusseren Wand dünner.

Ein hinter der Invagination befindliches Zellenbündel, dessen Proximal-Ende mit dem Nervenrohre in Verbindung steht, während das Distalende etwas unterhalb der Chorda mit dem seitlichen Ektoderm verschmilzt, ist offenbar als Homologon des 2ten Periaxalstrangs zu betrachten, den wir im Hühner- und Selachier-Embryo vorgefunden haben.

Bei einem Embryo von *Hyla arb.* von 3 mm Länge (Querschnitte 10 μ) treten die Durchschnitte der Blase hervor, deren Ränder in diesem Stadium vollkommen verschmolzen sind; vor der Blase liegt eine Zellen-Ansammlung, die ich dem für den Acusticus bestimmten Theile des akustikofacialen Nervenstammes zuweisen zu sollen glaube (Tafel XXXIII, Fig. 16).

Bei seiner Beschreibung einer analogen Entwickelungsstufe gelangt Villy zu keiner Entscheidung darüber, ob die Ränder oder Lippen des Gehörsackes sich zusammenschliessen in Folge einer Verschiebung nach der Bauchwand der Blase hin — welche sich in diesem Stadium weiter ausgedehnt hat — oder aber durch eine von den Rändern der Invagination ausgehende Zellen-Proliferation.

Wie er dabei richtig bemerkt, tritt die Nervenschicht des Epiblasts in dieser Periode und an dieser Stelle nicht deutlich hervor, doch ist wahrscheinlich, dass auch bei den Amphibien, ähnlich wie oben bei den Selachiern und beim Huhn, jene Zusammenschliessung durch eine Zellenproliferation der Ränder der Invagination erfolge.

Aus den vorliegenden Schnitten, welche zu beiden Seiten der Chorda die ersten Spuren von Muskelfasern aufweisen, geht hervor, dass das dem Schädel nächstliegende Kopfmyotom bis über die hintere Grenze der Gehörblase vordringt, — ein von Götte nicht beachteter, von Chiarugi (10) mit Recht hervorgehobener und als für die Amphibien charakteristisch angesehener Umstand.

Unsere Untersuchungen von Selachier-Embryonen bestätigen diesbezüglich, was sich schon aus v. Wijhe's Beobachtungen ergeben und was ferner Chiarugi bei Vögel-Embryonen nachgewiesen hat: dass nämlich zwischen dem Vorderrande der dem Schädel nächstliegenden Muskelplatte und dem hinteren Rande der Gehörblase ein mehr oder weniger grosser Zwischenraum besteht.

Die Beziehungen, welche bei den Anuren die Myotome zu der Gehörblase eingehen, lassen sich entweder auf eine Verschiebung nach vorn von ursprünglich weiter zurückliegenden Segmenten zurückführen, oder aber auf den Umstand, dass die Bildung von Muskeln bei ihnen von einem dem Schädel näher als bei den andern Wirbelthieren gelegenen Somiten ausgehe, der im Stande ist, Muskelfasern zu erzeugen.

Auf Grund der von ihm an Embryonen von *Bufo vulg.* von 4 und 6 mm Länge gemachten Forschungen verficht Chiarugi die Ansicht, dass die bei den Amphibien beobachtete Besonderheit einer Verschiebung der Myotom-Serie nach vorn zuzuschreiben sei.

Meinerseits habe ich an Embryonen der betreffenden Stadien, an Sagittalschnitten beobachten können, dass die Myotomserie, welche an ihrem Schädel-Ende Anzeichen von Rückbildung aufweist, die hintere Grenze der Gehörblase überschreitet, ohne dass es mir jedoch gelungen wäre festzustellen, ob wirklich eine Verschiebung der Myotome nach vorn stattfinde, deren Mechanismus übrigens auch bei Chiarugi nicht ganz klar gelegt ist, oder ob nicht etwa, wie ich eher annehmen möchte, bei fortschreitender Entwicklung (6 mm) sich ein neugebildetes Myotom vor dasjenige der früheren Periode (4 mm) gestellt habe.

Mit Bezug auf die Segmentirung des Kopfmesoderms unterscheidet Götte bekanntlich vier Segmente, eines für den Vorder- und drei für den Hinterkopf, deren jedes seinerseits wieder in einen äusseren und einen inneren Abschnitt (äusseres und inneres Segment) zerlegt werden kann. Die Gehörblase tritt zwischen das zweite und dritte äussere Segment, d. h. zwischen die Anlagen des Glossopharyngeus und des Acustico-facialis, welche laut Götte sich innerhalb jener Segmente bilden.

Um eine Uebereinstimmung zwischen der Segmentirung des

Kopfes bei den Vögeln und derjenigen bei den Anuren, wie sie sich aus Götte ergiebt, herzustellen, hat Goronowitsch (32, S. 217) bemerkt, es entsprächen sich hierin diese beiden Klassen der Wirbelthiere, bis auf den Umstand, dass Götte das Mesodermgewebe des vorderen Kopfgebiets als Segment bezeichne, was für Vögel-Embryonen nicht angängig sei. Es würde demnach der erste Somit von Vögel-Embryonen, nach Platt's, Goronowitsch's und meinen eigenen Forschungen (V. Stadium), welcher hinter dem Berührungspunkte der ersten Darmtasche mit dem Ektoderm und vor der Gehörinvagination liegt, dem zweiten (Mittel)segment des Bombinator, der zweite Somit bei den Vögeln, — nach der Auffassung von Platt und Goronowitsch, — welcher hinter der Gehör-Invagination liegt, dem dritten des Bombinator entsprechen.

Sollte meine Beobachtung betreffend die Segmentirung des Kopf-Mesoderms der Vögel (V. Stadium), dass nämlich der Gehör-Invagination nach Lage und Ausdehnung der Charakter eines Segments zukomme, auf die Amphibien Anwendung finden, so würde auch bei diesen die Zahl der Kopfsegmente steigen: zwischen das zweite und dritte — nach Götte — träte ein weiteres, dargestellt durch den von der Gehör-Invaginaton eingenommenen Raum.

Als Schlussresultat unserer an Anuren-Embryonen gemachten Beobachtungen ergiebt sich Folgendes:

1. Eine den Ursprung der drei höheren Sinnesorgane bildende sensitive Platte ist bei den Anuren nicht nachzuweisen; das von Götte als solche beschriebene Gebilde ist vielmehr als die Ganglienleiste der übrigen Wirbelthiere anzusehen.

2. Die Gehör-Invagination entspringt aus einer Einsenkung der Unterschicht des Ektoderms und ist somit nach aussen von Anfang an durch die Oberflächenschicht des Ektoderms abgegrenzt.

3. Die Schliessung der Gehörblase ist vorzugsweise als das Ergebniss einer von den Rändern (oder Lippen) der Invagination ausgehenden Zellen-Proliferation zu betrachten. Der Recessus labyrinthi ist in seiner Anlage noch vor Abschluss der Blase sichtbar und ist somit nicht der äusserste Punkt, an welchem sich die Gehör-Invagination von der Ektodermschicht ablöst.

4. Der von der Gehör-Invagination besetzte Abschnitt ent-

spricht dem Raum zwischen dem 2. und 3. Götte'schen Segment und könnte, den bei den Vögeln gemachten Beobachtungen entsprechend, ebenfalls als Segment bezeichnet werden.

Die morphologische Stellung des Gehörorgans bei den Wirbelthieren hat man erst auf dem Wege der vergleichend anatomischen, dann auf demjenigen der embryologischen Forschung näher zu bestimmen gesucht. Auf Beide gestützt hat die moderne Morphologie den verschiedenen schwierigen Untersuchungen eine neue Richtung gegeben.

Den Arbeiten von Hasse und Retzius haben wir es in erster Linie zu danken, dass die Ergebnisse der Erforschung des Gehörorgans bei den Wirbelthieren heut zu Tage einen der wichtigsten und vollständigsten Abschnitte der vergleichenden Anatomie bilden.

V. Anatomische und physiologische Vergleichspunkte zwischen dem Gehörorgane der Wirbelthiere und der Otocystis bei den Mollusken.

Von dem Princip der Kontinuität in der Entwickelung der Thiere ausgehend, nahm Hasse (34) als primitivste Gestaltung des Gehörorgans eine an der Oberfläche des Körpers befindliche, mit Wimpern versehene Zelle an, die in Verbindung mit einer Nervenfaser steht.

Diese an sich zu weite Definition, welche auch auf den Ursprung sämmtlicher anderer Sinnesorgane Anwendung finden könnte, kann auf jeden Fall nicht mehr in dem von Hasse ihr beigelegten Sinne gelten, wonach das Gehörorgan der Wirbelthiere und die Otocystis der Mollusken auf derselben phylogenetischen Stufe ständen.

VI. Anatomische und physiologische Vergleichspunkte zwischen dem Gehörorgan und den Seitenorganen.

Von anderem Standpunkte ausgehend, suchte man anatomische und physiologische Aehnlichkeiten zwischen dem Gehörorgan und gewissen andern bei den Wirbelthieren vorkommenden Organen nachzuweisen, deren Bildung dieselben als primitive Sinnesorgane erscheinen lässt.

So hatte Leydig (45) bei seinen Forschungen über die Organe der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien zuerst deren nervenartigen Charakter hervorgehoben und sie zugleich mit dem Gehörleisten der Ampulle verglichen.

Die darauf folgenden Untersuchungen von Schulze (58), Todaro (60), Solger (59), Dercum (15), Emery (20), Mayser (48), Wrigt (64), Fritsch (21) und P. E. Sarasin (56) bestätigten die zwischen diesen Organen und einzelnen Theilen des inneren Ohres bestehenden Beziehungen. Neben den anatomischen Vergleichungspunkten wollten einige der genannten Forscher (Leydig, Schulze, Mayser und Emery) auch eine physiologische Uebereinstimmung zwischen den erwähnten Organen und dem Gehör-Organ entdecken.

So entstand die Anschauung, dass dem Gehörorgan der Wirbelthiere morphologisch dieselbe Bedeutung zukomme, wie den Organen der Seitenlinie, von denen es sich nur durch die Uebernahme einer bestimmteren, feineren Funktion, nämlich die Aufnahme der Schallwellen abhebe.

Ich behalte mir vor auf die ganze Frage und namentlich auf das von Beard und Ayers zu Gunsten obiger Ansicht beigebrachte Material noch näher einzugehen; für diesmal hebe ich nur hervor, dass nach den neuerdings von Fuchs (23) an den von den Nervenästen des Trigeminus sich abzweigenden Organen der Torpedineen vorgenommenen experimentellen Forschungen sich ergiebt, dass diese Organe mit der Funktion des Gehörs nichts zu schaffen haben, dass sie vielmehr dem Fische dazu dienen, die Stärke des hydrostatischen Druckes und dessen eventuelle Ab- oder Zunahme zu bemessen.

VII. Embryologische Studien.

Wie der vergleichend anatomische Weg allein nicht ausgereicht hat, um dem Gehörorgan seine morphologische Stellung nachzuweisen, so sind auch die auf ausschliesslich embryologischem Wege angestellten Versuche erfolglos geblieben.

Die alte Ansicht, zufolge welcher die Sinnesorgane aus dem Gehirne hervorgehn, fand einen Anhalt an den embryologischen Ergebnissen der Remak'schen Forschungen. In seinen Untersuchungen über den Ursprung der Sinnesorgane hat Remak zuerst die Entstehung der Gehörblase aus dem Ektoderm festgestellt (54, S. 100, 101), dabei aber das allen gemeinsame Grundelement in der Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Sinnesorgane erkennen zu sollen geglaubt. Indem er die Nasen- und Gaumenhöhle, die Krystalllinse und die Gehörblase sämmtlich als besondere Invaginationen der sogen. sensitiven Platte ansieht, erklärt er dieselben für durchaus homologe Bildungen. Dabei hat, wie nicht zu verkennen, die teleologische Absicht die Klarheit des Blickes getrübt.

Remak's Irrthümer berichtigend gelangt Götte (26) in seinen

Studien über die Entwicklung der Teleostier und der Anuren zu dem Schlusse, dass nur die drei höheren Sinnesorgane in der sogen. sensitiven Platte ihren gemeinsamen Ursprung haben, — jener Platte, die Götte bekanntlich für eine Abtrennung der Gehirnplatte hält. Diese Homologie der höheren Sinnesorgane erstreckt sich bei Götte, nicht wie bei Remak auf die Nasengruben, sondern auf die Geruchsplatte, und nicht auf die Linse, sondern auf die Augenblase, wobei — nach Goette — die nachfolgende, auseinandergehende Entwickelung der Organe die ursprüngliche Homologie verdeckt hat.

Wie schon im ersten Theile dieser Abhandlung, müssen wir auch hier wieder bemerken, dass dem von Götte bei den Anuren als sensitive Platte beschriebene Gebilde keineswegs die von ihm gewollte Bedeutung zukommt und das ferner die Annahme eines primitiven phylogenetischen Zusammenhanges, auch bei den Teleostiern, eine hypothetische bleibt.

Bei seinen Studien über die Entwickelung des peripherischen Nervensystems bei Hühnerembryonen hat His (33) gefunden, dass die Gehörblase beinahe gleichzeitig mit der Anlage der „Kopfganglien" zur Erscheinung gelangt (wie dieser Autor die verschiedenen Abschnitte der sogen. Gangiienleiste nennt): zwei davon, derjenige des Trigeminus und des Acustico-Facialis liegen vor, die zwei anderen, derjenige des Glossopharyngeus und des Vagus, hinter ihr. Und da nun die Gehörblase zum Medullarrohre, ungefähr dieselbe Stellung einnimmt, wie die von His sogen. Zwischenrinne, so stellt er den Satz auf: die Gehörblase habe denselbe Ursprung wie die Ganglien und entspringe aus einer offen gebliebenen Stelle, eben der Zwischenrinne.

Diese Hypothese (s. oben, bei Sadium I) ist von andern Forschern als ganz hinfällig bezeichnet worden: sowohl von Beard, Rabl und Goronowitsch, welche überhaupt von einer Zwischenrinne in der Kopfregion nichts wissen wollen, als auch von Kölliker, der sie nur als eine zufällige, veränderliche Furche ansieht, oder von Chiarugi, der sie als bloss vorübergehende Bildung betrachtet.

Meinerseits neige ich dazu, dass — wenigstens bei Hühner-Embryonen — auch in der Kopfregion, zur Seite der Rückenmark-Vertiefung („Zwischenrinne" bei His) in der That ein Abschnitt verdickten Ektoderms existirt, und dass zwischen diesem Abschnitt, den ich als Gehörzone bezeichnet habe, und der ersten Anlage des Gehörorgans ein gewisser Zusammenhang der Aufeinanderfolge besteht.

Von His weiche ich nur in der Ansicht über den Ursprung der Ganglien, sowie darin ab, dass ich die „Zwischenrinne" nicht als Ergebniss besonderer mechanischer Vorgänge auffasse, sondern — worauf ich zurückkomme — als ontogenetischen Rest specieller Sinnesorgane.

Inzwischen will ich mit Bezug auf den von His hervorgehobenen Zusammenhang zwischen der Entwickelung der Kopfganglien und der

Gehörblase, die Forschungen Kupffer's über Petromyzon (44) nicht unerwähnt lassen.

Dieser Letztere will nämlich eine Analogie des Entwickelungsganges zwischen dem zweiten Ganglioo des Trigeminus und des Ganglion nodosum des Vagus einerseits und der Gehörblase anderseits beobachtet haben, da die Bildung aller dieser Organe sich vermittelst einer Invagination der Epidermis vollziehe. Ferner, sagt Kupffer, gingen alle diese Bildungen aus einem gemeinsamen Mutterboden, der Rückenregion des Ektoderms hervor, und zwar innerhalb dieses Gebietes auf gleicher Höhe und aus einer analogen Verbindung mit den verschiedenen hinteren Wurzeln, deren seitliche Abzweigung mit den drei Organen in Verbindung trete.

Aus diesen Beobachtungen Kupffer's ergeben sich nun allerdings — ebenso wie aus der rein embryologischen Forschung — einige Homologien zwischen dem Gehörorgan und anderen, die sich gleichzeitig und an derselben Stelle entwickeln, aber die Frage nach der morphologischen Stellung dieser Organe wird dadurch mehr verschoben, als ihrer wahren Lösung entgegengeführt.

VIII. Verbindung der vergleichend anatomischen mit den embryologischen Gesichtspunkten.

In Anbetracht des Ortes und der Lage, welche — wie wir im vorhergehenden Kapitel gesehen haben — die Gehörblase bei den Wirbelthieren einnimmt, haben die vielfach zusammentreffenden theils vergleichend anatomischen, theils embryologischen Forschungen eine Reihe von Versuchen veranlasst, die von Balfour als eine der höchsten morphologischen Fragen bezeichnete Segmentirung des Kopfes zu ergründen.

Die von den älteren Anatomen auf Grund teleologischer, von der Beobachtung sich entfernender Schlussfolgerungen gegebenen Lösungen können keinen Werth mehr beanspruchen. Nach den von Gegenbaur angebahnten Forschungen kommen gegenwärtig Anatomen und Embryologen dahin überein, dass der Kopf, wenigstens zum Theile, als weiter entwickelter Abschnitt des Rumpfes zu betrachten sei und, wie dieser, aus einer Reihe homodynamer Segmente bestehe. Nur über die Zahl der Segmente und die in einem Theile derselben vorgegangenen Veränderungen bestehen Meinungsverschiedenheiten.

Beard'sche Hypothese. — Gestützt auf den Segmentalcharakter des Akustikus und auf die von ihm an Selachier-Embryonen entdeckten ektodermischen Verschmelzungspunkte der Schädelnerven auf der Höhe

der einzelnen Schlundspalten, erklärte Beard dieselben für specielle Sinnesorgane (branchial sense organes) und die Gehörblase ebenso für ein solches, das sich specieller ausgebildet und wahrscheinlich in Verbindung mit der von v. Wijhe und Dohrn beim Hyoidbogen vorgefundenen und phylogenetisch zurückgetretenen Spalte gestanden habe.

Es würden somit nach Beard bei den höheren Wirbelthieren das Gehör- und das Geruchsorgan — unter Vorbehalt der Möglichkeit eines Wechsels in den Funktionen — die einzig überbleibende Spur der Branchial-Sinnesorgane bilden, deren System noch zum Theil und nur vorübergehend in den ersten Embryonalstadien zum Vorschein komme, zum Theil aber in Form von Seitenorganen bei den meisten Ichthyopsiden während der ganzen Existenz sich erhalte.

So kommt auf dem Wege der embryologischen Forschung bei Beard die uns schon bekannte ältere Theorie von einer Homologie zwischen dem Gehörorgan und den Organen der Seitenlinien neuerdings zur Geltung.

Dagegen und speciell gegen die von Beard noch neulich in einer Anmerkung (6, S. 201) aufgestellte Behauptung, es sei bis anhin seine Ansicht in stichhaltiger Weise nicht widerlegt worden, sei mir gestattet zu bemerken, dass sie insofern dem genauen Thatbestand nicht entspricht, als der Begriff der „Homologie" zwischen zwei Organen nicht nur auf den Gang der Entwickelung überhaupt, sondern namentlich auch auf das räumliche und zeitliche Zusammentreffen derselben sich erstrecken soll.

Räumlich betrachtet sahen wir nun allerdings (Theil I), dass die Gehörblase im Grossen und Ganzen im Branchialgebiet liegt, jedoch an dessen hinterer Seite, ausserhalb der Region der sogen. Branchial-Sinnesorgane. Und was den Zeitpunkt der Entwickelung anbelangt, so gehört ihr Erscheinen mit zu den ersten Anzeichen der Organogenese, während die sogen. Branchial-Sinnesorgane — und darin habe ich mich an Béraneck und Kastschenko anschliessen können — erst in späteren Stadien, nach bereits erfolgter vollständiger Abschliessung der Gehörblase hervortreten (s. o. Sauropsiden, XII. Stadium).

Was sodann die Homologie mit den Organen der Seitenlinie betrifft, so führen mich meine Beobachtungen an Ichthyopsiden zu dem Schluss, dass die Gehörblase schon geschlossen ist, bevor noch irgendwelche Spur von Organen der Seitenlinie vorliegt.

Die Einwände gegen Beard erstrecken sich auch auf das Werk von H. Ayers (1), welcher im Anschluss an Ersteren einen vollständigen phylogenetischen Plan des Wirbelthier-Ohrs als einer Abzweigung der oberflächlichen Kanalorgane entworfen hat. Schade nur, dass des Letzteren Ausführungen sich nicht auf reichlichere eigene Beobachtungen gründen, deren ganzes Resultat sich dahin zusammenfassen lässt, „dass bei den Selachiern der strukturelle Zusammenhang zwischen dem Gehörorgan und den Kanal-Organen der Oberfläche noch lange fortbesteht, nachdem das Gehörorgan seinen inneren Sitz bezogen hat."

Im Anschluss an v. Wijhe's schon öfter citirten Satz, dass der Hyoidbogen potentiell aus zwei Visceralbögen bestehe, gelangt Froriep (22) zu der Ansicht, es sei die Gehörblase an die Stelle einer verschwundenen Schlundspalte getreten, wobei er sich auf die von ihm an jungen Säugethier-Embryonen gemachte Beobachtung über „die erhebliche Uebereinstimmung der Berührungspunkte der Ganglien seitens der Gehörblase sowohl als auch der Schlundspalten-Organe" stützt.

Auch Dohrn, der in seinen Abhandlungen über die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers (13) auf eine zusammenhängende Geschichte des Kopfes verzichtet, da es zu einer richtigen Phylogenie vor allem auch der eingehenden Beschreibung der ganzen Entwickelung der heute lebenden Thiere, insbesondere der Wirbelthiere bedürfe, erklärt sich, wie Froriep, was den Akustikus und die Gehörblase betrifft, dahin, dass jener eine viscerale Abzweigung, diese eine obsolete Schlundspalte sei.

In seinen Studien über die Entwickelung der peripherischen Nerven bei den Urodelen zählt Houssay (37), indem er die Gehörblase als Schlundspalte auffasst, zehn Segmente auf. Weitere Beobachtungen über die Apparate (38) des Blutumlaufs bei den bezüglichen Embryonen haben ihn durch die Anordnung der zwischenmetamerischen Gefässe im Kopfe in seiner Ansicht bestärkt.

Gegen die zuerst von Froriep geäusserte, von Dohrn und Houssay weitergeführte Ansicht hat His lebhafte Einsprache erhoben (34, S. 405). Zwar ist er bereit, die Homologie der Nasen- und Augenrinne, sowie der Linsengrube und der Hypophysis, ferner diejenige des Mundtrichters mit Schlundspalten anzuerkennen, ein Miteinbegreifen der Gehörgrube aber weist er als völlig unbegründet zurück, „da dieselbe niemals mit dem Seitentheile des Kopfes zu schaffen gehabt habe". Er hält somit an seiner früheren Anschauung von der Entstehung der Gehörblase aus der Zwischenrinne fest.

His betont dabei namentlich den Mangel einer Homologie in räumlicher Hinsicht. Meinerseits möchte ich noch grösseres Gewicht auf die mangelnde Uebereinstimmung hinsichtlich des Zeitpunkts legen, in welchem sich die in Frage stehenden Organe bilden.

Wie schon oben dargelegt, entspricht der durch eine Verdickung und Invagination des Ektoderms bereits deutlich hervorgehobenen Gehörzone seitens des inneren Blattes noch keineswegs eine Darmtasche, d. h. die den Darmtaschen entsprechenden Invaginationen des Entoderms treten erst in einer späteren Periode auf, in welcher die Gehörblase schon ihrem Abschluss entgegen geht.

Die bisher im Anschluss an die Segmentirung des Kopfes über die morphologische Stellung des Gehörorgans vorgebrachten Hypothesen erscheinen somit alle nicht ausreichend zur Lösung

des Problems. Mit einiger Sicherheit lässt sich nur sagen, dass der Gehörnerv und die Gehörblase den Charakter eines Segments an sich tragen und dass der dorsale Theil dieses Segments dem hinteren Abschnitt des Hyoidbogens entspricht, welcher dabei als secundäre Verschmelzung zweier Visceralbogen gedacht wird.

Diese Auffassung des Gehörorgans der Wirbelthiere als eines Segments, — wie ich sie auch durch eingehende Betrachtung der Segmentirung des Kopfes bei Vögel-Embryonen bestätigt finde, kann eine weitere Bedeutung gewinnen, wenn man sie — nach Dohrn's Initiative — zu der Zurückführung der Bestandtheile des Kopfes auf Anneliden-Bildungen in Beziehung bringt. Denn es lässt sich nicht leugnen, dass seit Darwin's epochemachender, der Morphologie ganz neue Bahnen anweisender Forschung, keine der zahlreichen bisher aufgestellten Hypothesen über den Ursprung der Wirbelthiere sich an Bedeutung mit der Dohrn'schen und Semper-schen Ansicht vergleichen lässt, welche die Wirbelthiere mit den Anneliden verknüpft.

Der dabei zu Grunde liegende Begriff der Metamerie findet thatsächlich bei beiden Klassen, sei es nun von vergleichend anatomischen, sei es von embryologischen Gesichtspunkten aus beachtungswerthe Bestätigung.

Auf mein enger begrenztes Thema zurückkommend, halte ich eine Homologie zwischen dem Gehörorgan der Wirbelthiere und gewissen Sinnes- oder sensitiven Organen bei den Anneliden für nachweisbar, insofern als in der Ontogenese der Erstern phylogenetische Reste dieser Letztern erkennbar sind.

Und da es sich hierbei um ein Sinnesorgan handelt, welches in directer Beziehung zu den Nervencentren steht, wird die Nachweisung dieser Homologie noch weitere Bedeutung erlangen, wenn sie sich auf das Centrum selbst und die Art der Verbindung mit demselben ausdehnen lässt.

IX. Homologie des Centralnervensystems der Wirbelthiere mit dem Bauchstrange der Anneliden.

Das von Kupffer (43) angeregte Problem gewisser Einschränkungen und Erweiterungen auf einer bestimmten Entwickelungsstufe des Central-Nervensystems der Wirbelthiere, wie wir

solche in der Entwickelung der Sauropsiden (Stadium VI) ganz deutlich an der hinteren Hirnblase haben beobachten können, trägt ganz wesentlich zur Hebung der Schwierigkeiten bei, die sich dem erwähnten Vergleiche des Zentral-Nervensystems der Wirbelthiere und der Anneliden entgegenstellen könnten, da die darin sich kundgebende momentane Metamerie des Nervensystems als Andeutung einer phylogenetischen Verschmelzung der verschiedenen Bestandtheile des ganzen Anneliden Nervensystems betrachtet werden kann.

X. Homologie embryonaler Sinnesorgane bei den Wirbelthieren mit ebensolchen bei den Anneliden.

Kleinenberg's Beobachtungen über die Entwickelung des Nervensystems von *Lepadorynchus* (42) sind — abgesehen von ihrer Bedeutung für die Anneliden-Theorie — höchst wichtig mit Bezug auf die Entwickelung einzelner besonderer mit den Parapodien verknüpfter Organe, welche gleich in ihrer ersten Anlage mit dem Bauchstrange verbunden erscheinen.

Diese als „Cirri dorsales“ bezeichneten Organe, welche bis auf die neueste Zeit als blosse Anhängsel zu den Parapodien galten und die bei den verschiedenen Gattungen der Anneliden so mannigfache Gestaltung der Form, des Ausbaus und der Funktionen aufzuweisen haben, waren ursprünglich nichts anderes als Sinnesorgane. Diese ihre von Claparède (12) und Ehlers (19) an den Chätopoden, Nereiden und Sylliden nachgewiesene Bestimmung ist sodann namentlich von Eisig (18, S. 516) zusammen mit der metameren Anordnung zur Feststellung ihrer Homologie mit den Seitenorganen anderer Anneliden-Klassen verwerthet worden.

Deutliche Uebergangsformen solcher Cirri dorsales in Seitenorgane finden sich bei den Glyceriden vor, bei welchen, wie Eisig dargethan hat, dieser Uebergang sich heute noch durch verschiedene Stadien verfolgen lässt.

Dieses bedeutungsvolle Ergebniss der Eisig'schen Untersuchungen legt die Frage nahe, ob nicht, ebenso wie die Ontogenese der Wirbelthiere in der zeitweiligen Metamerie des Nervenrohres den Ursprung desselben aus dem Bauchstrange der Anneliden erkennen lässt, — ob sich nicht ebenso vorübergehende

Andeutungen und Nachwirkungen anderer gleich alter Sinnesorgane ontogenetisch nachweisen lassen sollten.

Bei Beschreibung der ersten Entwickelungsstadien der mir zugänglich gewesenen Wirbelthiertypen, und namentlich was Sauropsiden-Embryone betrifft, ist mir ein bisher von den Embryologen wenig beachteter Umstand aufgefallen, welcher eine nicht geringe Bedeutung für die morphologische Betrachtung haben dürfte.

Dieser Umstand besteht darin, dass das die Medullarrinne seitlich begrenzende Ektoderm, noch vor erfolgtem Schluss der Rinne in der zwei- und dreifachen Aufschichtung seiner Zellen eine Verdickung aufweist, deren Breite in den verschiedenen Abschnitten nicht immer dieselbe ist. Diese Verdickung ist nur vorübergehender Natur und hört nach hinten zu allmählich auf, — in Folge eines eigenthümlichen Lückenbildungsprozesses, der in nur einschichtiger Anordnung der Zellen endet. — Nur an der Stelle der Gehörzone erhält sich das Ektoderm in seinem früheren Zustande, um späterhin der Gehörblase Raum zu geben.

Ich stimme also mit His insofern überein, als er die Gehör-Invagination als offen gebliebenen Theil der sogen. Zwischenrinne ansieht, nicht aber darin, dass er diese Zwischen- oder Ganglienrinne als eine besondere Veranlagung zur Bildung der sogenannten Ganglienleiste betrachtet, aus der die Ganglien entsprängen. Auch dürfte dies wohl nicht der einzige Einwand sein, der sich gegen His' mechanische Theorie erheben lässt, nach welcher auch die Zwischenrinne, in Folge der elastischen Beschaffenheit des betreffenden Keimblattes, nichts weiter als eine Furche im Ektoderm ist. Auch Golowine (27) hat in seinen Studien über die Entwickelung des Gangliensystems beim Huhn, da wo er von der Bedeutung des verdickten, die Medullarrinne seitlich begrenzenden Ektoderms spricht, den Satz aufgestellt (S. 121), dass jene Theile des Ektoderms seitlich von der Rinne zwei Empfindungs- (sensitive) Organe seien, — wie er sie nennt: spezielle Sinnesorgane.

Ferner macht Golowine darauf aufmerksam, wie — entsprechend der aus ihr entspringenden Segmentirung des Ganglienblattes — die gemeinsame Anlage dieser speziellen Sinnes-

organe ebenfalls, und zwar nicht nur in der Kopf-, sondern auch in der Rumpfregion, sich metamer zerlege, und gelangt so zu der Hypothese, dass die ektodermalen Segmente der Rumpfgegend als die Elemente der Organe der Seitenlinie zu betrachten seien.

Dieser letzteren Ansicht kann ich, auch ganz abgesehen von der heute nicht mehr zutreffenden Auffassung der Ganglien-Anlage, nicht beistimmen.

Meine oben aufgeführten Ergebnisse, betreffend die mit Seitenorganen ausgestatteten Wirbelthiere — wie die Selachier — lassen mich vielmehr Beard beipflichten, insoweit als bei den genannten Thieren das seitlich der Medullarrinne entlang laufende Ektoderm gleich von Anfang an, wie beim Huhn, in zwei oder drei Zellenschichten auftritt. Auch bei diesen Klassen treten somit vorübergehend die von Golowine beschriebenen sogen. speziellen Sinnesorgane auf, während effektiv, wie wir wissen, die wahren Seitenorgane erst viel später erscheinen.

Die Gehörblase, welche ihrer Entstehung nach zu den sogen. speziellen Sinnesorganen gehört, ist demnach ganz wie diese letzteren als eine Bildung älteren Ursprungs anzusehen, als die Seitenorgane der Anneliden und Ichtyopsiden, deren Homologie von Eisig (17 und 18, S. 537) so überzeugend nachgewiesen worden ist.

Die schon öfter erwähnte Entstehung der Seitenorgane aus den Cirri dorsales lässt annehmen, dass für die sogen. speziellen Sinnesorgane Golowine's, somit auch für die Gehörblase, eine primitive Homologie in den Cirri dorsales der Glyceriden und der diesen verwandten Annelliden zu suchen ist, — eine Homologie, die, — abgesehen von dem frühen Zeitpunkt ihres ontogenetischen Erscheinens, der allein schon für eine uralte Vererbung spricht, sowie von dem Sitz, d. h. der Rückenregion — in der Entwicklung der Cirri dorsales begründet ist, wie sie sich innerhalb der Annelidengruppe vollzieht und von Kleinenberg bei *Lepadorynchus* beschrieben ist.

Im Laufe dieser Entwickelung, so muss man annehmen, hat sich durch fortschreitende Spezialisirung der verschiedenen Funktionen der Empfindung in einem jener Organe die ganz besondere Fähigkeit zur Aufnahme der Schallwellen ausgebildet,

— nach dem bekannten Gesetz, dass jedes Organ um so vollkommener und wirksamer ist, je weniger Funktionen ihm zufallen.

Ob nun diese Spezialisirung der einzelnen Sinnesfunktionen, und so auch des Gehörs, schon bei den Anneliden und andern den Wirbelthieren nächststehenden Gruppen eingetreten sei, lässt sich wohl für jetzt noch nicht feststellen.

Dass beim *Amphioxus lanceolatus* ein zur Ausübung des Gehörs bestimmtes Organ nicht nachweisbar ist — eventuell dürfte diese Rolle den von Langerhans namentlich am äusseren Ende beschriebenen haartragenden Zellen zuzuweisen sein — könnte zu der Annahme führen, das diese Spezialisirung mit den Wirbelthieren anhebe, wenn nicht die von Dohrn dem *Amphioxus* angewiesene phylogenetische Sonderstellung eine Verwerthung desselben in morphologischen Fragen verböte.

Ich möchte daher, ohne weiteren anatonischen und physiologischen Untersuchungen vorzugreifen, diese embryologische und vergleichend anatomische Studie dahin zusammenfassen, dass die morphologische Stellung des Gehörorgans der Wirbelthiere ihre Erklärung in den Cirri dorsales der Anneliden findet, auf welche durch die Sonderung der einzelnen funktionellen Verrichtungen, in einer noch nicht näher zu bezeichnenden Epoche die Fähigkeit zur Aufnahme der Schallwellen an einer bestimmte Stelle übergegangen ist.

Bei Abfassung der vorliegenden Arbeit ist mir vor allem der wohlwollende Beistand des Herrn Professor Lachi zu Statten gekommen; ihm sei auch an dieser Stelle mein wärmster Dank dargebracht!

Bibliographie.

1. Ayers, H., Vertebrate Cephalogenesis. II. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear, with a Reconsideration of its Functions. Journal of Morphologie. Vol. IV, N. 1. 1892.
2. Balfour, F. M., A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. Quart. Journ. of micr. Science. XIV. 1874.

3. Derselbe, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878. „The Works of F. M. Balfour London 1885, vol. I".
4. Beard, J., On the segmental sense Organs of the Lateral Line, and on the Morphologie of the vertebrate Auditory organ. Zoolog. Anzeiger. 1884. N. 161, 162.
5. Derselbe, The System of Branchial sense organs and their Associated Ganglia in Ichthyopsida. A contribution to the Ancestral Historie of Vertebrates. Quart Journ. of. Micr. Science. Vol. XXVI. p. 95. 1886.
6. Derselbe, Morphological Studies. II. The Development of the peripheral Nervous System of Vertebrates. I. Elasmobranchii and Aves. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXIX. P. 2. 1888.
7. Béraneck, E., Études sur le replis médullaires du poulet. Recueil Zool. Suisse. T. IV. 1887.
8. Derselbe, Organes des sens branchiaux. Bull. Soc. sc. Neuchatel. T. IV. 240—41. 1889.
9. Chiarugi, G., Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei sauropsidi e nei mammiferi. Pisa 1889.
10. Derselbe, Sui miotomi e sui nervi della testa posteriore e della regione prossimale del tronco negli Anfibi anuri. Monitore Zoologico Italiano Anno 1. 1890. N. 1 e 3.
11. Derselbe, Osservazioni intorno alle prime fasi di sviluppo dei nervi encefalici nei mammiferi e in particolare sulla formazione del nervo olfattivo. Monit. Zool. Anno II. 1891. p. 47—59.
12. Claparède, E., Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle. 1868.
13. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. der Zool. Station zu Neapel. Bd. III—VII.
14. Derselbe, Neue Grundlage zur Beurtheiluug der Metamerie des Kopfes. Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1890.
15. Dercum, The lateral sensory apparatus of Fishes. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1879.
16. Duval, M., Atlas d'Embryologie. Paris 1889.
17. Eisig, H., Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. I. 1879.
18. Derselbe, Die Capitelliden, nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XVI. Monographie 1887.
19. Ehlers, E., Die Borstenwürmer. Leipzig. 1864.
20. Emery, C., Fierasfer. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. II. Monographie. 1880.
21. Fritsch, G., Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses. Sitzb. d. K. Akad. der Wissensch. zu Berlin. XXII. 1886.
Derselbe, Ueber Bau u. Bedeutung der Canalsysteme unter der Haut der Selachier. Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1888. p. 283.
22. Froriep, A., Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis,

Glossopharyngeus und Vagus etc. Archiv f. Anat. und Entwick. 1885. pag. 1.
23. Fuchs, Sig., Ueber die Funktion der unter der Haut liegenden Canalsysteme bei den Selachiern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 59. 9/10 Hft. p. 454—478.
24. Gegenbaur C., Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitsch. f. Med. u. Naturwiss. Bd. IV. 1871.
25. Götte, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875.
26. Derselbe, Ueber die Entwickelung des Centralnervensystem der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. XV. 1878.
27. Golowine, E. P., Sur le dèveloppement du système ganglionaire chez le poulet. Anat. Anzeiger. V. Jahrg. N. 4. 1890.
28. Derselbe, Ueber die Entwickelung des Gangliensystems und besonderer Sinnesorgane bei Wirbelthieren. Biolog. Centralblatt, X. Bd. N. 13/14. p. 425.
29. Goronowitsch, N., Die axiale und die laterale (A. Götte) Kopfmetamerie der Vögelembryonen. Die Rolle der sog. „Ganglienleiste" im Aufbaue der Nervenstämme. Anat. Anzeiger. Bd. 7. 1892. S. 454—464.
30. Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung der sogen. „Ganglienleisten" im Kopfe der Vögelembryonen. Morph. Jahrb. Bd. XX. S. 187—256.
31. Hasse, C., Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbelthiere, nebst Anmerkungen zur vergleichenden Physiologie. Leipzig 1873.
32. Hertwig, O., Trattato di embryologia dell' uomo e dei vertebrati. Trad. italiana sulla 4.ª tedesca. Milano 1893.
33. His, W., Untersuchungen über die Entwickelung des Wirbelthierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig. 1868.
34. Derselbe, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Eine kritische Studie. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.
35. Derselbe, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Arch. f. Anat. und Physiol. 1889.
36. Derselbe, Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Arch. f. Anat. und Physiol. 1890.
37. Houssay, F., Études d'embryologie sur l'Axolotl. Comptes rendus Akad. d. Sciences Paris. Tome 109. N. 99. p. 703—706.
38. Derselbe, Études d' embryologie sur les vertébrés. Archives de Zool. expér. 1893. N. 1. p. 3—94.
39. Kastschenko, N., Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Arch. f. Anat. und Physiol. Hft. 4—5. 1887.
40. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anzeiger. 1888. p. 445—467.
41. Kilian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhand. der Anat. Gesellsch. 1891.
42. Kleinenberg, N., Die Entstehung des Annelids aus der Larve

von Lopadorynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwickelung anderer Polychaeten. Zeitschr. f. Wissensch. Zool. Bd. XIV. Hft. 1—2.

43. Kupffer, Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten. Sitzb. d. K. bayr. Akad. München. Bd. XV.

44. Derselbe, Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. XXXV. 4. 1890.

45. Leydig, Fr., Ueber die Schleimkanäle der Knochenfische. Müller's Archiv 1850.

Derselbe, Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova acta acad. Caes. Leopol. Carol. germ. nat. curios. 1868.

Derselbe, Beiträge zur mikr. Anat. u Entwickel. der Rochen u. Haie. Leipzig. 1852.

46. Marshall, M., The development of the cranial nerves in the Chick. Quarterly Journ. of micr. Sc. Vol. XVII. 1878.

47. Derselbe, On the head cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Quart. Journ. of. micr. Sc. Vol. XXI. 1881.

48. Mayser, P., Vergl. anat. Studien über das Gehirn der Knochenfische. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. XX. VI. 1881.

49. Mitrophanow, P., Ueber die erste Anlage des Gehörorgans bei niederen Wirbelthieren. Centralblatt f. Biologie. Bd. X. 1890.

50. Derselbe, Étude embryogénique sur les sélaciens. Archives de Zool. expérim et gén. Serie III. Tome I. 1893. N. 2. p. 161—218.

51. Platt, Julia, Studies on the primitive axial segmentation of the Chick. Bull. of the Museum of Compar. Zool. at Harvard College. Vol. XVII.

52. Dieselbe, Contribution to the morphologie of the vertebrate head. Journ. of. Morphologie. Vol. V. 1891. e Anat. Anzeiger. Bd. VI.

53. Rabl, C., Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1892.

54. Remak, Untersuch. über die Entwickelungsg. der Wirbelthiere. Berlin. 1850—55.

55. Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Stockholm 1881—84. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel und Säugethiere.

56. Sarasin, P. E., Einige Punkte aus der Entwickelungsg. von Ichthyopsis glutinosus (Epicrium gl.). Zoolog. Anzeiger 1887. p. 194—196.

57. Schenk S., Unters. über die erste Anlage d. Gehörorganes d. Batrachier. Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch. Math. naturw. Cl. 1. 1884.

58. Schulze, F. E., Ueber die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. XII. 1863.

59. Solger, B., Zur Kenntniss der Seitenorgane der Knochenfische. Centralblatt f. d. medicin. Wissensch. 1877.

Derselbe, Neue Untersuch. zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII u. XVIII.
60. Todaro, Fr., Contributione alla anatomia e alla fisiologia dei tubi di senso de' plagiostomi. Messina 1870.
61. Villy, Fr., On the development of the Internal Ear of the Frog. Quart. Journ. of. micr. Sci. 1890.
62. Vogt, C., Embryologie des Salmones. Neuchatel 1842.
63. v. Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente u. die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. K. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam. 1882.
64. Wright, R. R., Cutaneous Sense Organs and Nervous System of Amiurus. Proc. Canadian Insitute II. 1884.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII u. XXXIII.

Allgemeine Bezeichnungen:

am = Kieferbogen.
aj = Hyoidbogen.
ao = Aorta.
C = Herz.
cc = Kopfhöhle.
cd = Chorda.
cg = „Ganglienleiste“ (Ganglienkamm).
ec = Ektoderm.
ec br = Ektoderm der Branchialzone.
ec au = Ektoderm des Gehörorgans.
es = Obere Schicht des Ektoderms.
ep = Untere Schicht des Ektoderms.
Fa = Pharynx.
*fb*¹ = Erste Schlundspalte.
*fb*² = Zweite Schlundspalte.
I. A = Gehör-Invagination.
in = Nerv. intermedius.
M. O = Medulla oblongata.
mes = Mesoderm, Mesenchym.
mio = Myotom.
od = Rückenrand.
ov = Bauchrand.
P. M = Rückenmarkplatte.
rl = „Recessus Labyrinthi.“
so = Somit.
sc = Kopfsomit.
Tn = Nervenrohr.
tr fa = Nervenstamm des Facialis.
tr ac = Nervenstamm des Acusticus.
tr gl = Nervenstamm des Glossopharyngeus.
*tv*¹ = Erste Darmtasche.
*tv*² = Zweite Darmtasche.
VA = Gehörblase.
*V*¹ = Vordere Gehirnblase.
v = Dotter.
vg = Halsader.

Die Zeichnungen habe ich theils mit dem His'schen Embryograph, theils unter Verwendung des prismatischen Theils in Verbindung mit

einem Zeiss'schen Mikroskop (Objektive *A.* und *D.*) ausgeführt. In diesem letzteren Falle ist die Vergrösserung jeweilen in Hundertsteln von Millimetern angegeben.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Querschnitt eines Hühnerembryo mit 5—6 primären Somiten im Gebiete der vorderen Kopfregion. — Vergrösserung 140.

Fig. 2. Querschnitt der hinteren Kopfregion (Gehörzone) eines Embryo mit 7—8 Somiten. — Vergrösserung 140.

Fig. 3a. Querschnitt desselben Embryo im Stammgebiet. — Vergrösserung 140.

Fig. 3b. Details des Ektoderms des Stammes, entsprechend dem vorhergehenden Schnitte. — Vergrösserung 520.

Fig. 4. Senkrechter Schnitt durch die Gehör-Invagination eines Hühnerembryo mit 11 Somiten. — Vergrösserung 30.

Fig. 5. Senkrechter Schnitt durch die Gehör-Invagination eines Hühnerembryo mit 13 Somiten. — Vergrösserung 30.

Fig. 6. Querschnitt der Gehör-Invagination eines Hühnerembryo mit 15 Somiten. — Vergrösserung 140.

Fig. 7. Querschnitt eines Hühnerembryo mit 23 Somiten entsprechend dem hinteren Drittel der Gehör-Invagination. — Vergrösserung 90.

Fig. 7a. Die Gehör-Invagination im selben Querschnitt mit 140 Vergrösserung.

Fig. 8. Ein Hühnerembryo mit einem Frontdurchmesser von 1,3 mm im (dem hinteren Drittel der Gehör-Invagination entsprechenden) Querschnitt. — Vergrösserung 140.

Fig. 9. Die Gehörblase eines Hühnerembryo von 2 mm Frontdurchschnitt in schief geneigtem Querschnitt. — *m*: bezeichnet die Stelle, wo die Zellen des Gehörnervenstamms sich in die Zellen des Gehör-Epithels einkeilen. — *p* das verdickte und zellenerzeugende Ektoderm des Branchialgebiets („Branchial Sinnesorgan"). — Vergrösserung 140.

Fig. 10. Gehör-Invagination eines Embryo von *Mustelus v.* von $3^1/_2$ mm Länge, im Querschnitt. — Vergrösserung 140.

Fig. 11. Dieselbe bei einem Embryo *Mustelus v.* von 5 mm Länge. — Vergrösserung 140.

Tafel XXXIII.

Fig. 12. Embryo von *Pristiurus melan.* von 12 mm Länge in, dem akustikofacialen Nervenbündel entsprechendem, schief geneigtem Querschnitt. — Vergrösserung 140.

Fig. 12a. Embryo von *Pristiurus mel.* in schief geneigtem der Gehörblase entsprechendem Durchschnitt. — Vergrösserung 140.

Fig. 13. Gehirnplatte einer Larve von *Bufo vulgaris* in schief geneigtem Querschnitt. — *se* äusseres Götte'sches Segment. — Vergrösserung 50.

Fig. 14. Embryo von *Hyla arb.* von 2 mm Länge in einem der Gehör-Invagination entsprechenden Querschnitt. — *p*: mit dem Ektoderm verschmolzenes Distal-Ende des ersten Periaxalstranges. — Vergrösserung 140.

Fig. 15. Gehör-Invagination eines Embryo von *Hyla arborea* von $2^1/_2$ mm Länge im Querschnitt. — Vergrösserung 140.

Fig. 16. Gehörblase eines Embryo von *Hyla arb.* von 3 mm Länge im Querschnitt. — Vergrösserung 140.

Bemerkung zu der Arbeit von Dr. Carl Niessing über „Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren."

Von

Dr. med. **E. Ballowitz,**

a.-o. Professor und Prosektor in Greifswald.

In seiner Arbeit über „die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren", welche im letzten Hefte dieses Archivs erschienen ist, hat C. Niessing auch die Structur der reifen Samenkörper der Säugethiere behandelt. Alles, was dieser Autor über den Achsenfaden, den Halsabschnitt des Achsenfadens, die Zusammensetzung des Verbindungsstückes, den Endknopf u. s. w. dort sagt, ist von mir bereits bei zahlreichen Säugethieren (darunter auch die 3 von Niessing untersuchten Arten: Meerschweinchen, Ratte und Maus) festgestellt und ausführlich beschrieben worden in einer grösseren, in Band LII der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1891 erschienenen Arbeit, welche C. Niessing völlig ent-

gangen zu sein scheint. Auch über die Kopfkappe und die Structur des Kopfes wird C. Niessing in einer anderen Arbeit von mir (Die Bedeutung der Valentin'schen Querbänder am Spermatozoenkopf der Säugethiere, Archiv für Anatomie und Physiologie, anat. Abtheilung, 1891) manches ihm inzwischen bekannt gewordene vorfinden.

Hätte C. Niessing auch meine anderen Arbeiten über die feinere Zusammensetzung der Spermatozoen der Thiere berücksichtigt, so würde er seine sonderbare Theorie über die Contractilität der Spirale des Verbindungsstückes und über die „elastische" Aufgabe der Achsenfibrillen wohl nicht aufgestellt haben. Denn die fibrilläre Zusammensetzung z. B. der Samenkörper der Insecten (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band L, 1890), der urodelen Amphibien (dieses Archiv Bd. 36) und vieler wirbelloser Seethiere (internationale Monatsschrift für Anat. und Phys. 1894, Bd. XI), an deren contractilen Theilen keine Andeutung einer Spiralbildung vorhanden ist, beweisen zur Genüge, dass die Fibrillen die Träger, das histiologische Substrat der Contractilität sind (vgl. auch: Fibrilläre Structur und Contractilität, Archiv für die ges. Physiologie, Bd. XLVI, 1889). Auch schon die Structur des Verbindungsstückes der reifen Samenkörper der Säugethiere spricht gegen die haltlose Annahme des genannten Autors; denn wenn auch, wie ich gefunden habe, die Spirale erhalten bleibt, so sind die Zwischenräume zwischen den Windungen doch von einer festeren Zwischensubstanz ausgefüllt, sodass die Spiralwindungen festgelegt sind, wie ich bei den Säugethieren l. c. nachgewiesen habe, abgesehen davon, dass die Einbiegungen der Geissel stets in einer bestimmten Ebene stattfinden. Die von mir aufgefundenen Thatsachen sind wohl geeignet, die Gewissensskrupel von Niessing zu zerstreuen, wenn er sagt (p. 139): „Es ist aber schwer zu verstehen, warum erst eine Spirale gebildet wird, wenn sie gleich darauf in eine homogene structurlose Masse umgewandelt werden soll."

Aber selbst von allen diesen histiologischen Gegengründen abgesehen, würde C. Niessing in meiner Abhandlung eine physiologische Beobachtung gefunden haben, welche seine Theorie direkt ausschliesst und welche für die Entscheidung der Frage, an welchen Bestandtheil des Spermatosoms bei den Säugethieren

die Contractilität derselben gebunden ist, von grösster Bedeutung ist. Ich machte diese Beobachtung an den lebenden Samenkörpern bestimmter Fledermaus-Arten, welche sich dadurch auszeichnen, dass die Spiralbildung des Verbindungsstückes ganz ausserordentlich entwickelt und auch am ausgereiften Samenkörper sehr deutlich ist, während der Achsenfaden auf der Strecke zwischen Kopf und vorderem Ende des Verbindungsstückes mit einem relativ sehr langen „Halsabschnitt“ frei vorliegt und daher der directen Beobachtung zugänglich ist.

Die betreffende Stelle in meiner Arbeit lautet (l. c. p. 235):

„Die Beobachtung nun, welcher ich eine grosse Bedeutung beilegen muss, ist folgende:

Ich sah nämlich an Spermatosomen von Vesperugo, welche dem Absterben nahe waren, dass das vordere Ende des Verbindungsstückes sich dann langsam und mühsam, gewissermaassen krampfhaft, hakenartig umbog. Hatte die Umbiegung ihren höchsten Grad erreicht, so verharrte das Verbindungsstück kurze Zeit auf diesem Höhepunkt der Contraction, um dann etwas schneller sich wieder zu strecken. Diese krampfartigen Contractionen konnten sich mit Zwischenpausen einige Male wiederholen, bevor definitive Ruhe eintrat. Verweilte nun die Geissel im Zustande dieser äussersten Contraction, *dann sah ich wiederholt sehr deutlich, dass der Kopf sich im Halse dabei nach der Seite bog, nach welcher die Umbiegung stattfand, so dass die eine Kopfkante sich auf den Rand des abgestutzten Endes der Hülle des Verbindungsstückes aufstemmte. Hierdurch wurde der halsartige Spaltraum auf dieser Seite ganz eingeengt, während er auf der entgegengesetzten weit klaffte.* Diese Erscheinung ist nur dadurch möglich und dadurch zu erklären, dass sich der im Halse befindliche, hüllenlose Abschnitt des Achsenfadens mit contrahirt. Denn nimmt man an, dass der Achsenfaden nicht contractil ist, vielmehr nur als innere Stütze der Geissel fungirt, dass dagegen der Hülle die Contractilität innewohnt, so könnte die von mir beobachtete Erscheinung nicht eintreten, es müsste der Hals bei einfacher Umbiegung des Verbindungsstückes zu beiden Seiten des Achsenfadens gleich breit bleiben. Hiermit steht jedenfalls auch die Beobachtung im Zu-

sammenhang, welche man an frischen, bereits abgestorbenen Spermatosomen von Vesperugo noctula häufig machen kann, dass nämlich der Kopf im Halse seitlich umgebogen ist und diese Umbiegung vorläufig noch einige Zeit bewahrt, auch wenn das Spermatosom passiv durch einen Flüssigkeitsstrom bewegt und herumgerollt wird; dieselbe gleicht sich erst wieder aus, wenn postmortale Erschlaffung eingetreten ist.

Es ist durch diese Beobachtung mithin die Contractilität des von der Hülle freien Abschnittes des Achsenfadens und damit wohl des ganzen Achsenfadens bewiesen.

Wenn man hiermit nun die Thatsache in Beziehung bringt, dass die Ausbildung der Hülle bei den Säugethieren so ausserordentlich variirt, während der Achsenfaden im Verhältniss zu der Grösse des Spermatosoms stets gleichmässig und ganz characteristisch entwickelt ist, so geht hieraus wohl mit grösster Wahrscheinlichkeit hervor, dass nur der Achsenfaden derjenige Theil des Spermatosoms sein kann, welcher als Träger der sich so auffällig äussernden Contractilität der Säugethierspermatosomen aufgefasst werden muss.

Uebrigens sei hier noch bemerkt, dass nicht nur das Verbindungsstück, sondern auch der übrige ganze Theil der Geissel contractil ist. —"

Durch obige, von mir 1891 publicirte Daten dürfte mithin die ganze, von Niessing aufgeworfene Frage bereits so gut wie erledigt sein.

Das Beispiel Niessing's zeigt, dass es recht leicht ist, Theorien aufzustellen; Thatsachen aufzufinden ist dagegen schon wesentlich schwieriger. Zugleich lehrt dies Beispiel, dass eine gewissenhafte Berücksichtigung der Literatur recht nützlich werden und vor Irrthümern bewahren kann.

Weitere Bemerkungen über den Einfluss von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve[1].

Von

W. Flemming, Professor in Kiel.

Kürzlich (November) fand ich trächtige Mutterthiere von Salamandra, denen ich Larven entnehmen und daran einige weitere Versuche über den Gegenstand der citirten Arbeiten anstellen konnte. Es hat sich dabei ergeben, dass die Angabe A. Fischel's, wonach die Larven durch erhöhte Temperatur gebleicht werden, völlig richtig ist, was ich in dem unten citirten Aufsatz ja auch als möglich zugegeben, aber noch als zweifelhaft betrachtet hatte. Dieser Zweifel war, wie ich gern anerkenne, nicht begründet. Ebenso kann ich aber auch meine eigenen Beschreibungen über den Einfluss des Lichts (2) vollständig aufrecht halten, die ja übrigens schon nach dem Inhalt jenes meines Aufsatzes gesichert stehen.

Ich habe jetzt folgende Versuche gemacht.

I. a) Eine Portion Larven kam in einem kalten Kellerraum (4—5° C.) in einem weissen Gefäss ans Fenster;

b) eine andere daselbst in einem grauen, durch ein Brett abgeschirmten Aquarienkasten ins Dunkle.

II. a) Eine weitere Portion in einem mittelst Dauerofen geheizten Zimmer (19—20° C.) in weissem Gefäss ans Fenster;

b) eine andere daselbst (gleich weit vom Ofen) ins Dunkle (braunes halbzugedecktes Steingutgefäss).

Erwärmung der hellen Gefässe durch die Sonne ist ausgeschlossen, da diese im Winter in keins der beiden Zimmer scheint.

---

1) Ich bitte zu vergleichen:

(1) A. Fischel, Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigments. Dies Archiv Bd. 47, pag. 719.

(2) W. Flemming, Ueber den Einfluss des Lichts auf die Pigmentirung der Salamanderlarve. Ebenda Bd. 48, pag. 369.

Die Larven wurden mit Tubifex rivulorum gefüttert.

Nach 8 Tagen wurden die verschiedenen Portionen, in weissen Gefässen, auf ihre Farbe verglichen.

I. Während die Larven I b) so dunkel geblieben sind, wie die der Mutter entnommenen zu sein pflegen, sind die Larven I a) erheblich abgeblichen, hellbräunlich.

II. Die Larven II b) sind unverkennbar abgeblichen, sie haben ungefähr die gleiche Färbung wie die Thiere I a). — Die Larven II a) sind wiederum heller, sie zeigen die hellste bei vorgenannten Versuchen erzielte Färbung.

Es ergiebt sich also, dass sowohl erhöhte Temperatur, als helles Licht bleichend auf die Larven einwirkt. Man kann, wie ich F i s c h e l durchaus zugebe, allein durch höhere Temperatur auch im Dunkeln ein Hellwerden derselben erzielen. Versuchsweise habe ich eine Portion Larven, allerdings in w e i s s e m Gefäss, in der Nähe des Dauerofens gehalten, wo die Temperatur ihres Wassers etwa 24° C. betrug; diese Larven wurden in zwei Tagen noch bedeutend blasser, als die bei 19° am Fenster stehenden, ebenso blass, wie die Larven im Sommer in hellen Gefässen werden. — Andererseits steht es aber auch sowohl nach den hier als nach den in (2) mitgetheilten Beobachtungen ausser Zweifel, dass die Bleichung durch Licht allein ohne Betheiligung der Temperatur erzielt werden kann, da sich ja die Thiere in Versuch I hier, sowie meine gewöhnlich aufgezogenen Sommerlarven, in gleichen Temperaturverhältnissen befunden haben; dennoch werden die in den hellen Gefässen befindlichen blass, die in dunklen Behältern bleiben dunkel.

Dass die Bleichung durch Licht bei den jetzigen (November-) Thieren langsamer vor sich geht, und der Grad derselben geringer ist, als bei den von März bis Juli behandelten Larven, ist nicht zu verkennen; die letzteren sind schon nach wenigen Tagen Aufenthalt im weissen Gefäss heller, als die Novemberlarven nach achttägigem, und nach 1—2 Wochen ganz gebleicht. Dies ist aber ganz erklärlich, da man ihnen hier in jetziger Jahreszeit nur 6—7 Stunden Tageslicht bieten kann, während sie im Frühsommer 17—18 Stunden desselben geniessen.

Dass, woran sich vielleicht denken liesse, ein Unterschied in der Bleichungsfähigkeit zwischen natürlich abgelegten, und der getödteten Mutter entnommenen Larven existiren sollte, in

der Art, dass letztere langsamer gebleicht würden, kommt mir nicht wahrscheinlich vor. Denn ich habe im Frühling sehr oft Thiere getödtet und die ihnen entnommen Larven mit den natürlich abgelegten aufgezogen, ohne dass mir ein Unterschied in der Bleichung beider auffällig geworden wäre. Dass die Herbstlarven am Licht langsamer abblassen, als die Frühlingslarven, lässt sich, wie eben gesagt, wohl hinreichend aus dem Lichtmangel in ersterer Jahreszeit erklären.

30. November 1896.

Die Leydig'sche Zwischensubstanz des Hodens.

Eine historische Notiz.

Von

L. Stieda.

Die Leydig'sche Zwischensubstanz (interstitielle Zellen, Zwischenzellen u. s. w.) ist in der letzten Zeit von verschiedenen Autoren einer eingehenden Untersuchung unterworfen worden. Ich nenne die folgenden Arbeiten: Dr. Hansemann, Ueber die Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathologischer Veränderung (Virchow's Archiv für path. Anat. Bd. 142. Berlin 1895); ferner Julius Plato, Die interstitiellen Zellen des Hodens in ihrer physiologischen Bedeutung (Archiv für mikr. Anatomie. Bd. 48. Bonn 1896, S. 280—304); Dr. v. Lenhossék, Zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens (Vortrag in der Anat. Sektion der Naturforscher-Gesellschaft zu Frankfurt a. M. Sept. 1896).

Da ich annehmen darf, dass die jetzt aufs Neue angeregte Frage nach der Beschaffenheit, Bedeutung und dem Ursprung der Zwischensubstanz im Hoden weitere Bearbeitung finden wird, so halte ich die vorliegende geschichtliche Bemerkung für zeitgemäss.

Wer hat die Zwischensubstanz im Hoden des Menschen und der Säugethiere zuerst beschrieben? Wer hat somit die Zwischensubstanz entdeckt? —

Herr v. Lenhossék hat in seinem Vortrag auf der Naturforscher-Versammlung Herrn Kölliker den Entdecker der Zwischensubstanz genannt — ich habe bereits damals widersprochen. Nun schreibt Jul. Plato in seiner oben citirten Abhandlung: „Entdeckt wurde die interstitielle Zwischensubstanz beim Menschen von Kölliker“ (Mikroskop. Anat. Bd. II. Leipzig 1854, S. 392)“. Weiter schreibt der genannte Verfasser: „Einige Jahre später erschien das Lehrbuch Leydig's, das die interstitielle Substanz zum ersten Mal zum Gegenstand einer vergleichend anatomischen Studie machte. Leydig findet bei allen untersuchten Säugethieren im Bindegewebe zwischen den Samenkanälchen eine zellenartige Masse u. s. w.“ (Handbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857).

Das nimmt sich nun doch ganz so aus, als ob zuerst Kölliker die Zwischensubstanz entdeckt und danach Leydig seine vergleichend anatomische Studie über die Substanz gemacht hätte. — Aber es ist gerade umgekehrt. Erst hat Leydig 1850 als das Resultat seiner vergleichend-anatomischen Studien die Existenz einer Zwischensubstanz im Hoden der Säugethiere festgestellt, und danach hat Kölliker die Substanz auch im Hoden des Menschen beschrieben.

Der Entdecker ist somit Leydig, nicht Kölliker. — Ich habe deshalb in der Ueberschrift die betreffende Substanz gleich als Leydig'sche Zwischensubstanz bezeichnet.

Leydig hat in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, II. Bd., Leipzig, S. 1—57, im Jahr 1850 einen Aufsatz veröffentlicht unter dem Titel: „Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere.“ Hier heisst es auf S. 47: „Aus der vergleichenden Histologie des Hodens hat sich ergeben, dass ausser den Samenkanälchen, Gefässen und Nerven sich noch ein constanter Bestandtheil im Säugethierhoden findet, eine zellenähnliche Masse nämlich, welche, wenn sie nur in geringer Menge vorhanden ist, der Bahn der Blutgefässe folgt, die Samenkanälchen aber allenthalben einbettet, wenn sie an Masse sehr zugenommen hat. Ihr Hauptbestandtheil sind

Körperchen von fettartigem Aussehen, in Essigsäure und Natron causticum unveränderlich, farblos oder gelblich gefärbt; sie umlagern helle, bläschenförmige Kerne, und ihre halbflüssige Grundmasse mag sich auch wohl zu einer Zellmembran verdichten, wenigstens zieht sich bei manchen Säugethieren um den ganzen Körnerhaufen ein scharfer Contour, auch ist bei vielen der ganze Habitus so, dass man von einer fertigen Zelle sprechen kann."

Es kann kaum angezweifelt werden, dass die hier gelieferte Beschreibung sich auf die sogenannte Zwischensubstanz bezieht. Auf der Tafel I des betreffenden Aufsatzes sind die Zellen auch abgebildet (Fig. 6 u. 7). Leydig traf die Zwischensubstanz im Hoden der Hautflügler (Pteropus vulgaris; Phyllostoma hastatum, Vesperugo pipistrellus und Vespertilio serotinus), bei Insektenfressern (Maulwurf), bei Fleischfressern (Katze) u. s. w.

Die von Kölliker gegebene Beschreibung der in Rede stehenden Substanz findet sich in seiner „Mikroskopischen Anatomie oder Gewebelehre des Menschen" II. Bd. 2. Hälfte, Leipzig, S. 392, die erst im Jahr 1854 veröffentlicht ist. Die Abhandlung Leydig's ist Kölliker bekannt gewesen, sie ist auf S. 425 citirt; es ist auch nicht gesagt, dass Kölliker jene Zwischensubstanz als erster gesehen hätte.

Die Angabe, dass Leydig der Entdecker der Zwischenzellen des Hodens sei, findet sich auch sonst in der Literatur. In einem Aufsatz, den ich vor 20 Jahren veröffentlicht habe (Ueber den Bau des Menschenhodens im Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIV, Bonn 1877, S. 1—49) erwähne ich die Abhandlung Leydig's (1850) und füge hinzu: „in welcher zum ersten Mal der sogenannten Zwischensubstanz des Hodens Erwähnung geschieht."

Ausserdem ist eine Doktor-Dissertation zu nennen, die im Jahr 1877 in Dorpat unter meiner Leitung verfasst worden ist: W. Messing, Anatomische Untersuchungen über den Testikel der Säugethiere. Dorpat 1877. Mit einer Tafel. Diese Abhandlung ist offenbar den oben genannten 3 Autoren (Hansemann, Plato und Lenhossék) entgangen. Unter den 14 Figuren der beigegebenen Tafel giebt Fig. 8 eine Abbildung der Zwischenzellen und die Erklärung dazu lautet (S. 97): Die Leydig'sche Zwischensubstanz aus dem Hoden des Maulwurfs.

Herr Messing untersuchte die Hoden folgender Säugethiere:

1. Hund (Canis familiaris),
2. Katze (Felis domestica),
3. Baummarder (Mustela martes),
4. Stier (Bos taurus),
5. Schafbock (Ovis aries),
6. Eber (Sus domesticus),
7. Makak (Inuus cynomolgus),
8. Pferd (Equus caballus),
9. Maulwurf (Talpa europaea),
10. Igel (Erinaceus europaeus),
11. Grossohr (Plecrotus auritus),
12. Kaninchen (Lepus cuniculus),
13. Meerschweinchen (Cavia cabaya),
14. Ratte (Mus decumanus, M. rattus),
15. Maus (Mus musculus).

In der zusammenfassenden Darstellung heisst es zum Schluss (S. 96):

„Die Leydig'sche Zwischensubstanz bildet, wie Leydig zuerst mit Recht bemerkt hat, einen constanten Bestandtheil des Säugethierhodens. Sie ist aber nicht gleich reichlich in allen Hoden vorhanden. Reich an derselben sind die Hoden des Ebers, des Hengstes, des Maulwurfs, der Ratte, wogegen sie beim Kaninchen nur spärlich zu finden ist. Die Zellen der Zwischensubstanz sind granulirt, pigmenthaltig, von verschiedener Grösse, enthalten einen runden Kern mit 1—2 Kernkörperchen. Diese Zwischensubstanz wird heute mit sehr geringen Ausnahmen von Allen zu der Gruppe der Bindesubstanzen gerechnet. Es wäre lohnenswerth zu versuchen, auf dem Wege der Entwickelungsgeschichte die Natur dieses ungekannten Hodenbestandtheils näher kennen zu lernen."

Eine kurze Besprechung der Dissertation Messing's findet sich in Virchow-Hirsch Jahresbericht für das Jahr 1877 (Berlin 1878) in der Abtheilung „Histologie", die W. Waldeyer bearbeitet hatte.

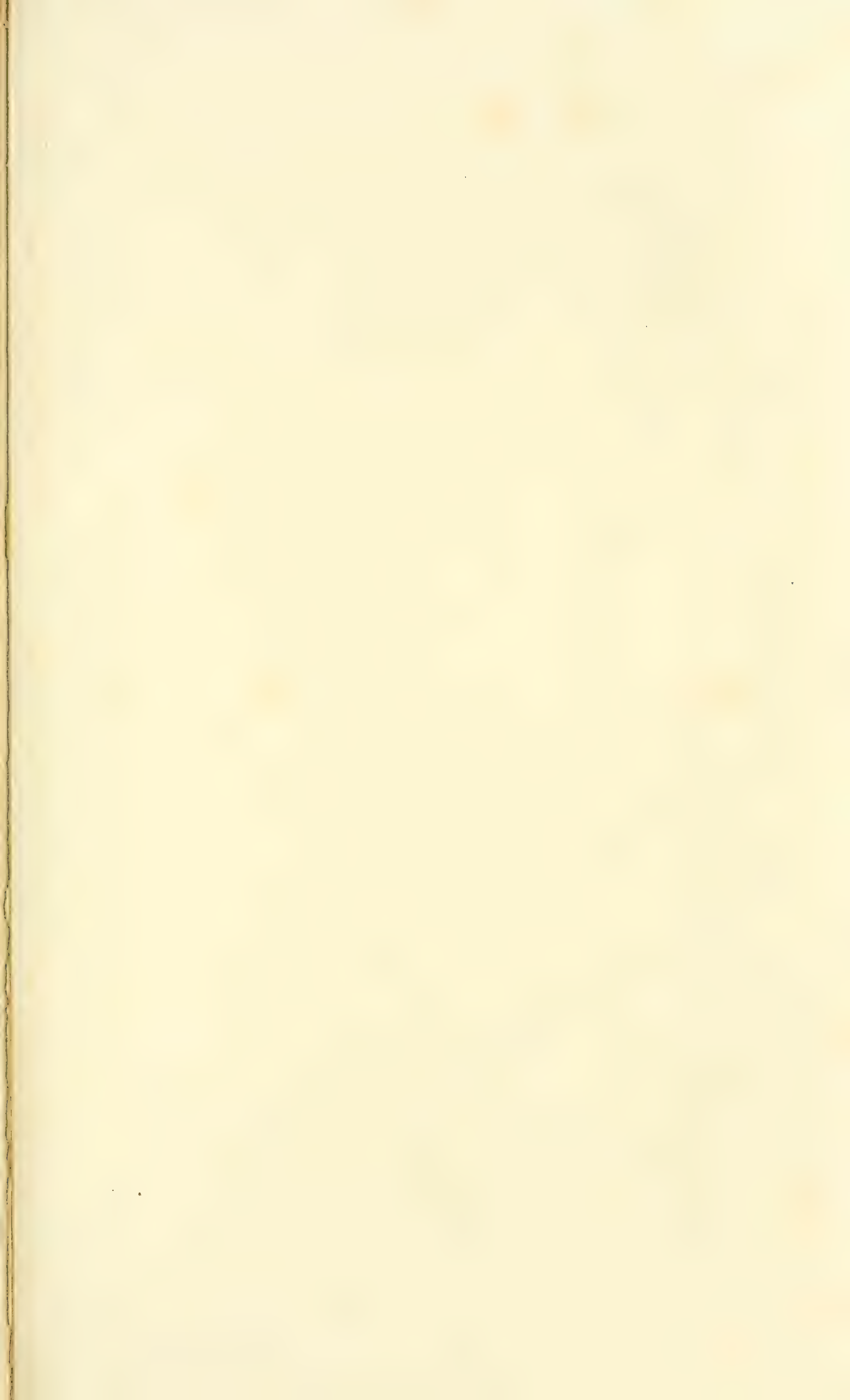
Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.



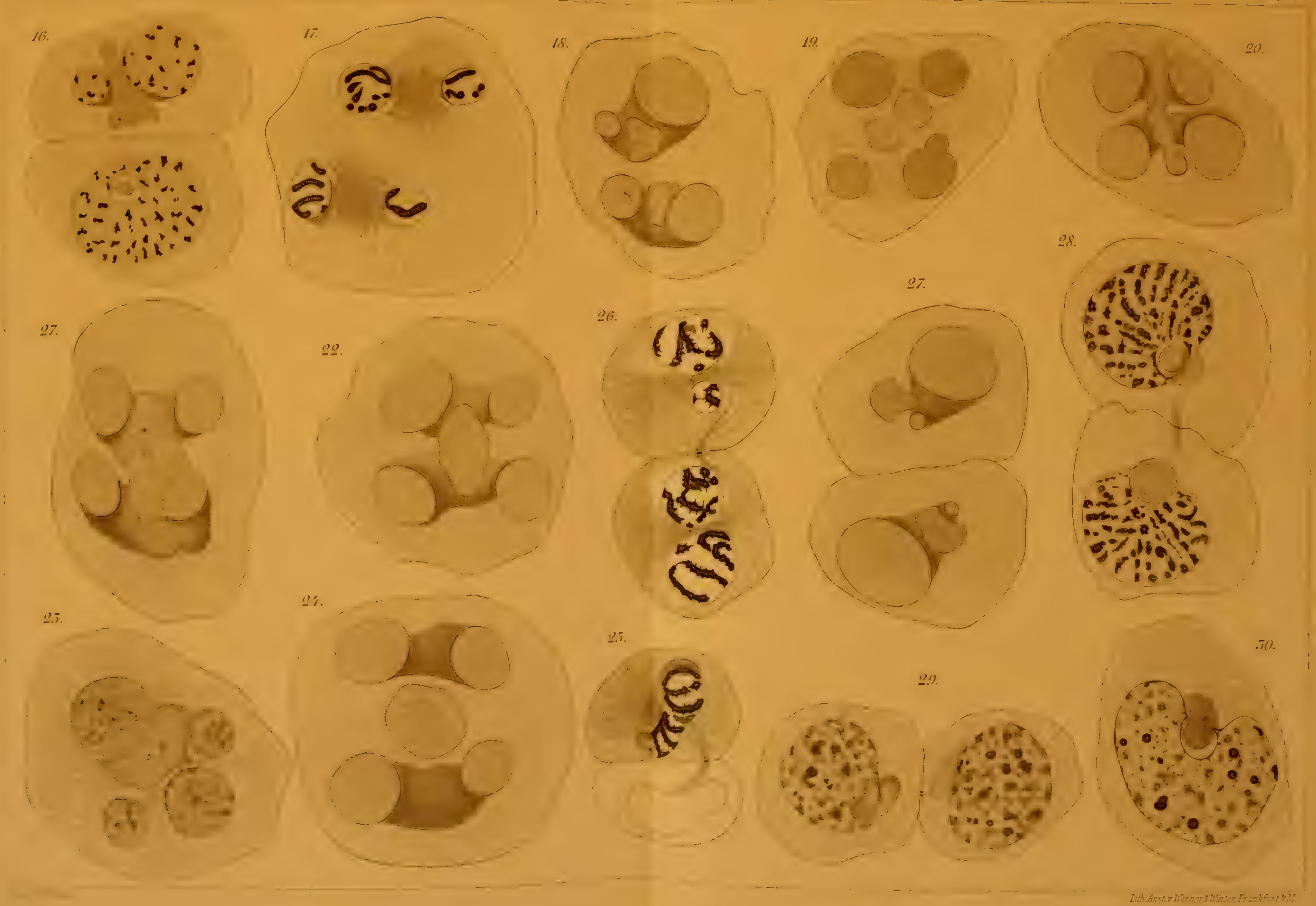



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
a
b
c
d
e

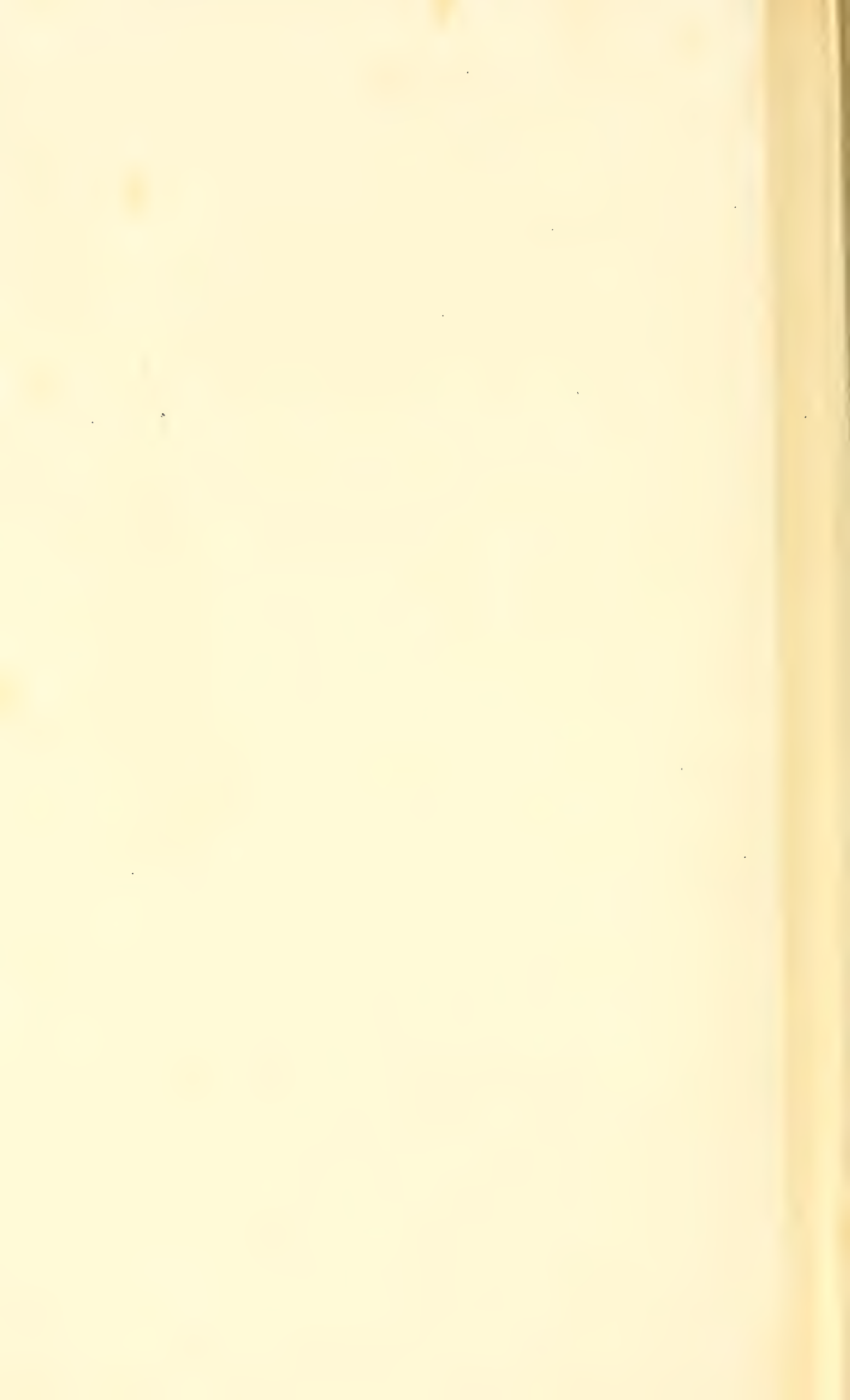








Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.









Gez. v. F. Meves
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.








47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.
55.
56.
57.
58.
59.
60.
61.
62.








63.
64.
65.
66.
67.
68.
69.
70.
71.
74.
73.
72.
80.
75.
76.
77.
78.
79.
81.
82.









gez. v. C. Niessing






19.
20.
21.
25.
26.
27.
32.
33.
34.
35.

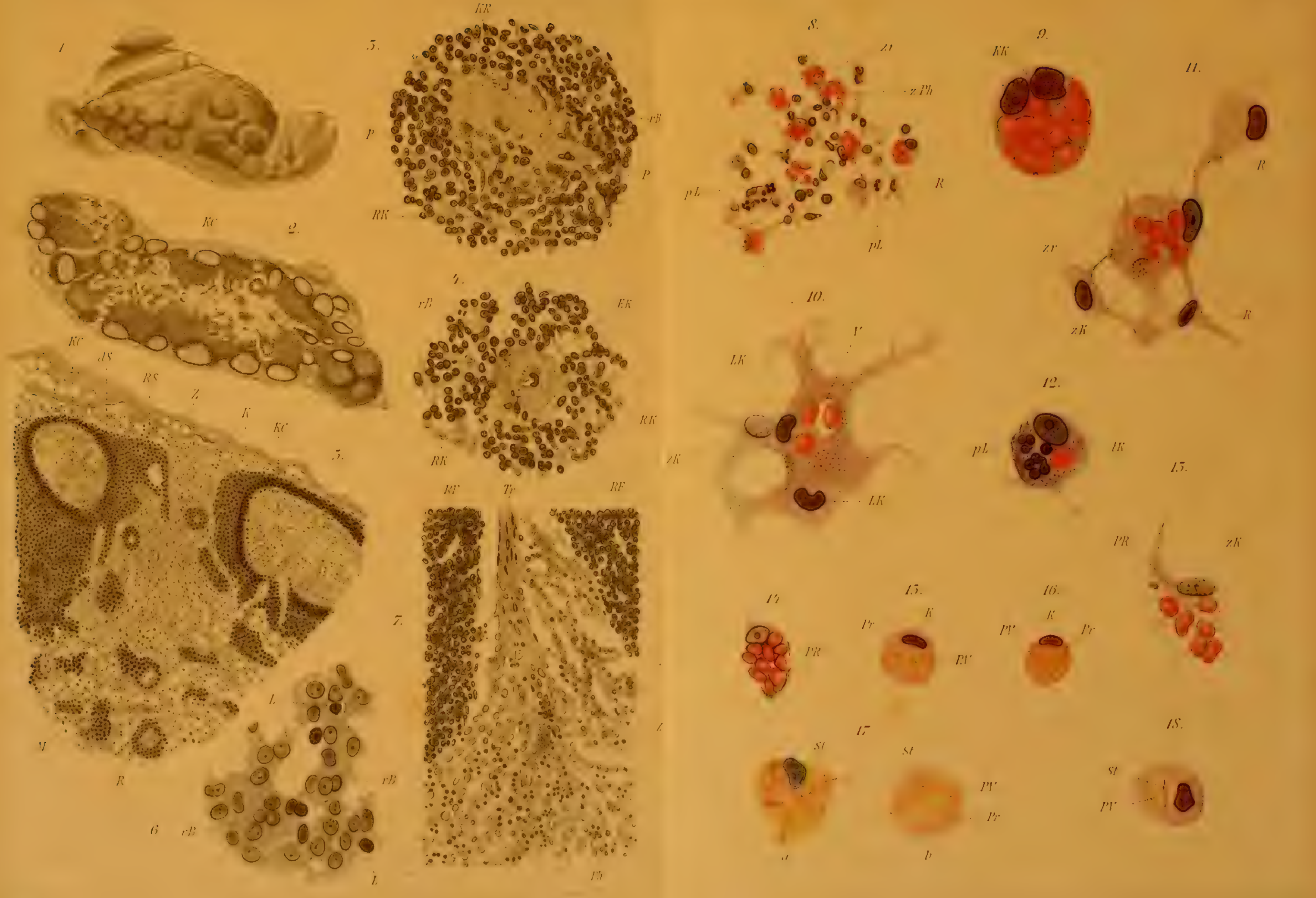
Taf. VII.



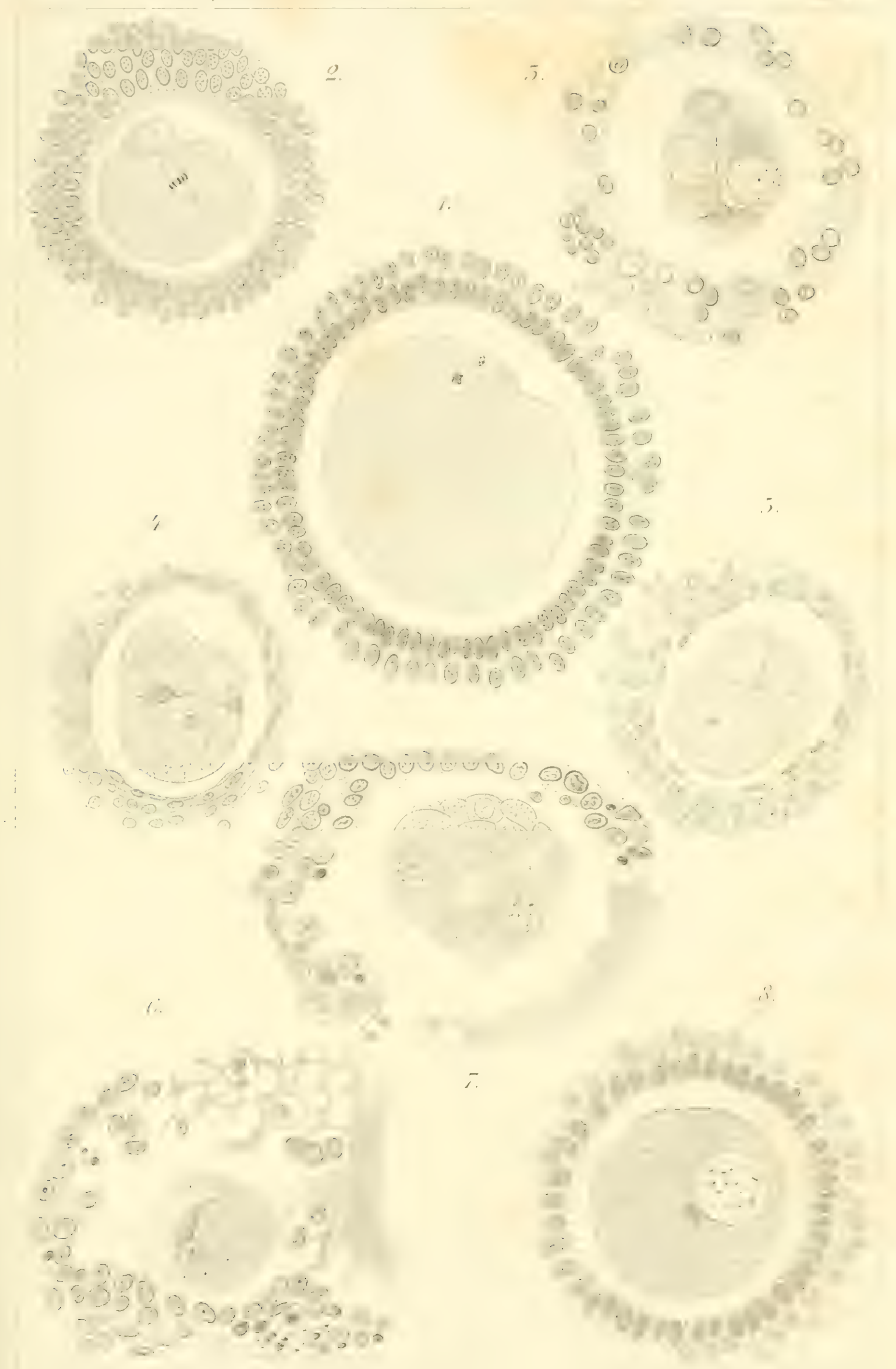








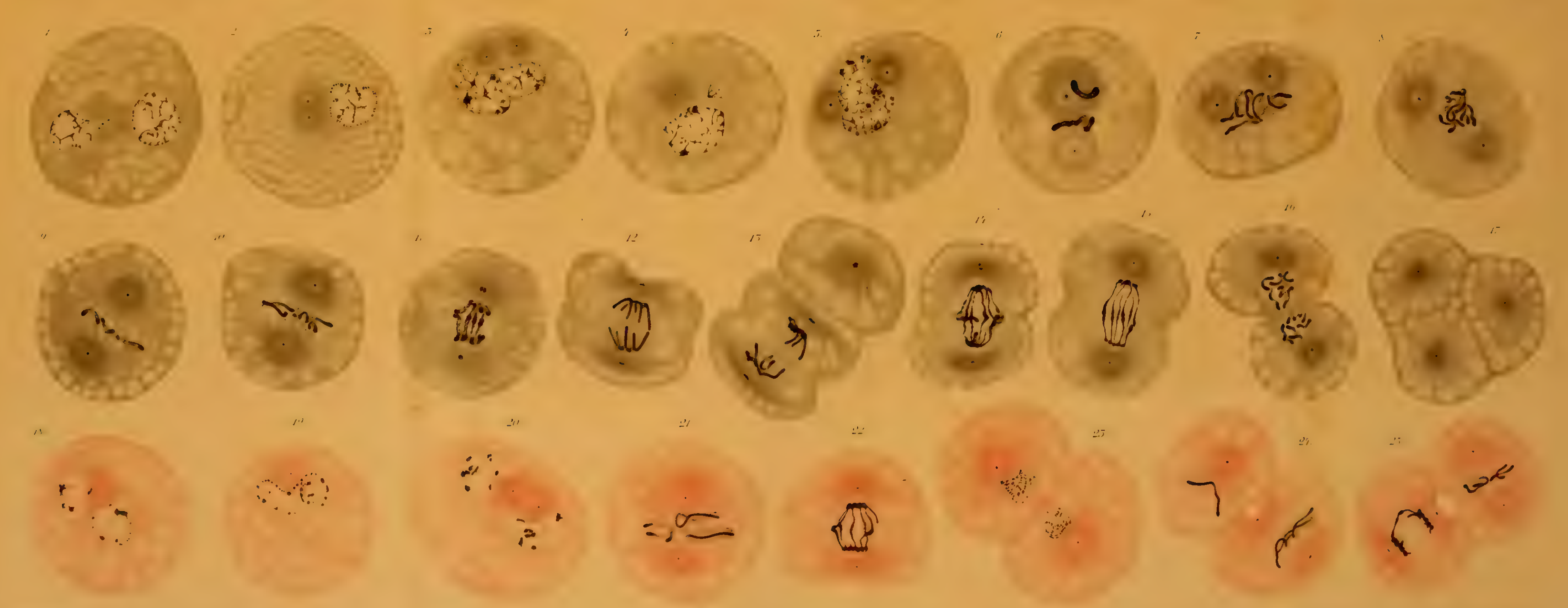




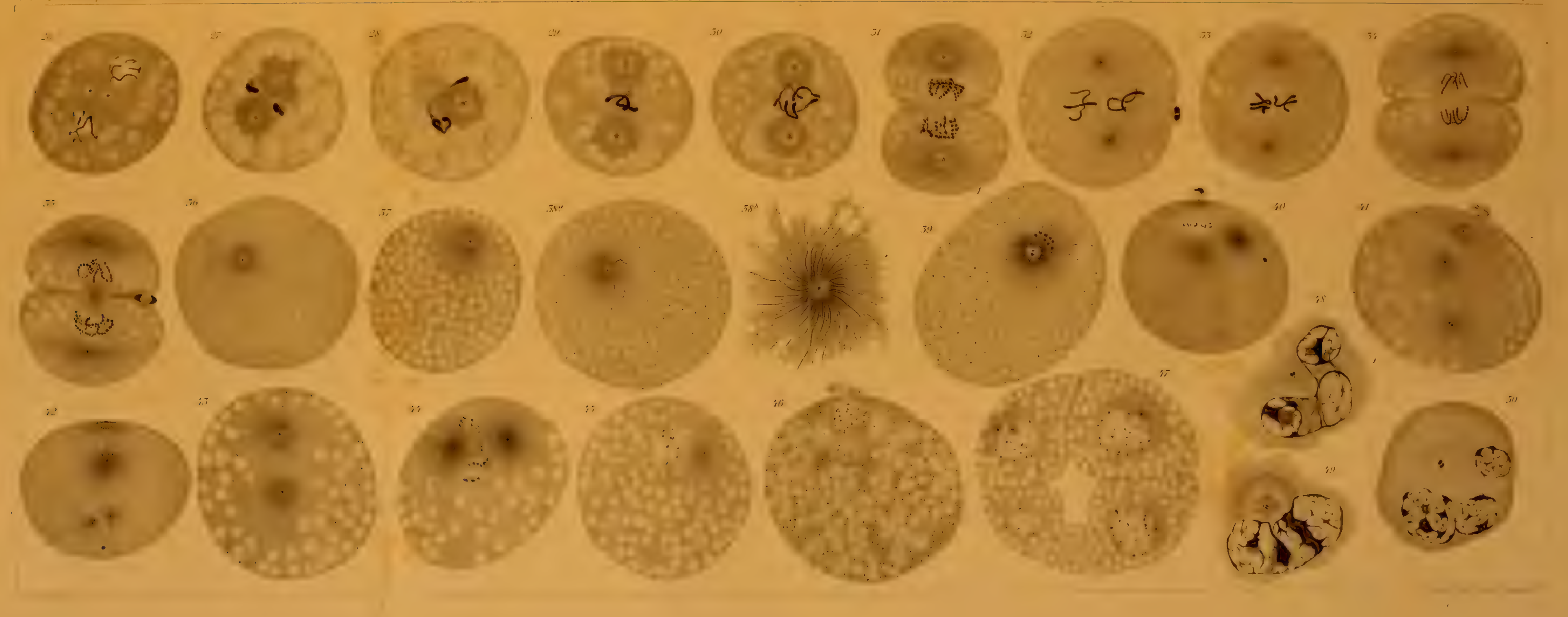
Reysch ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.











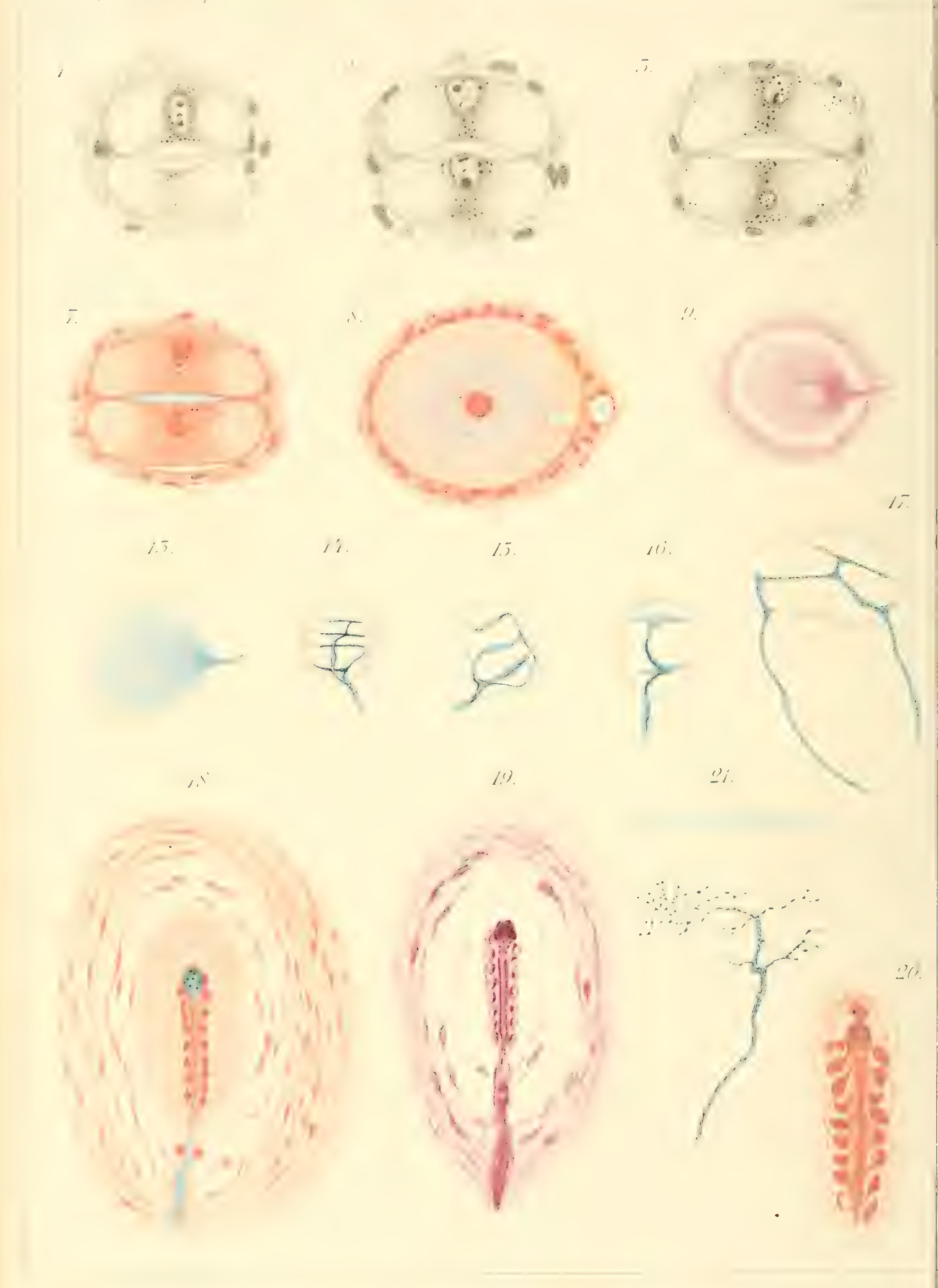




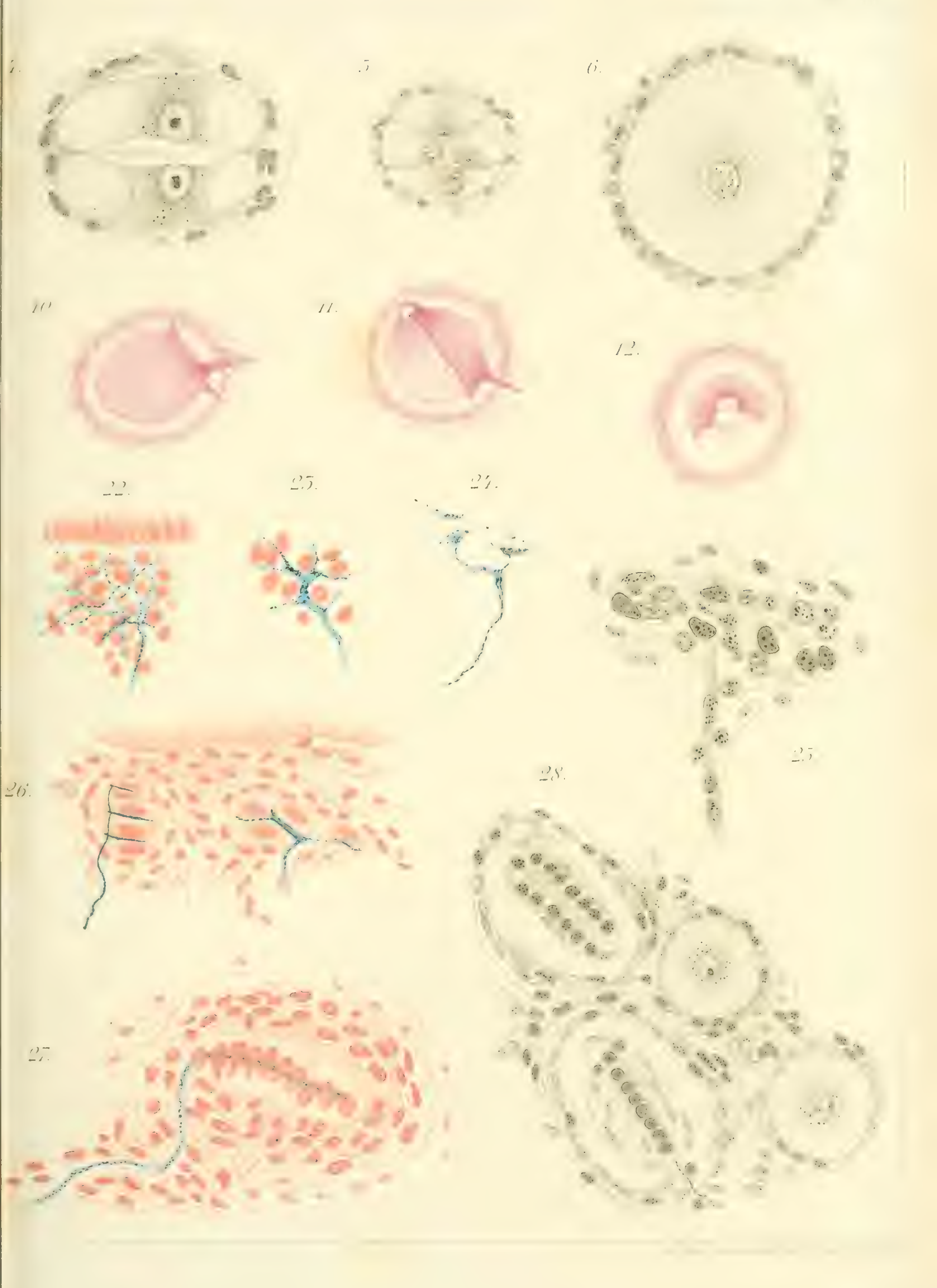








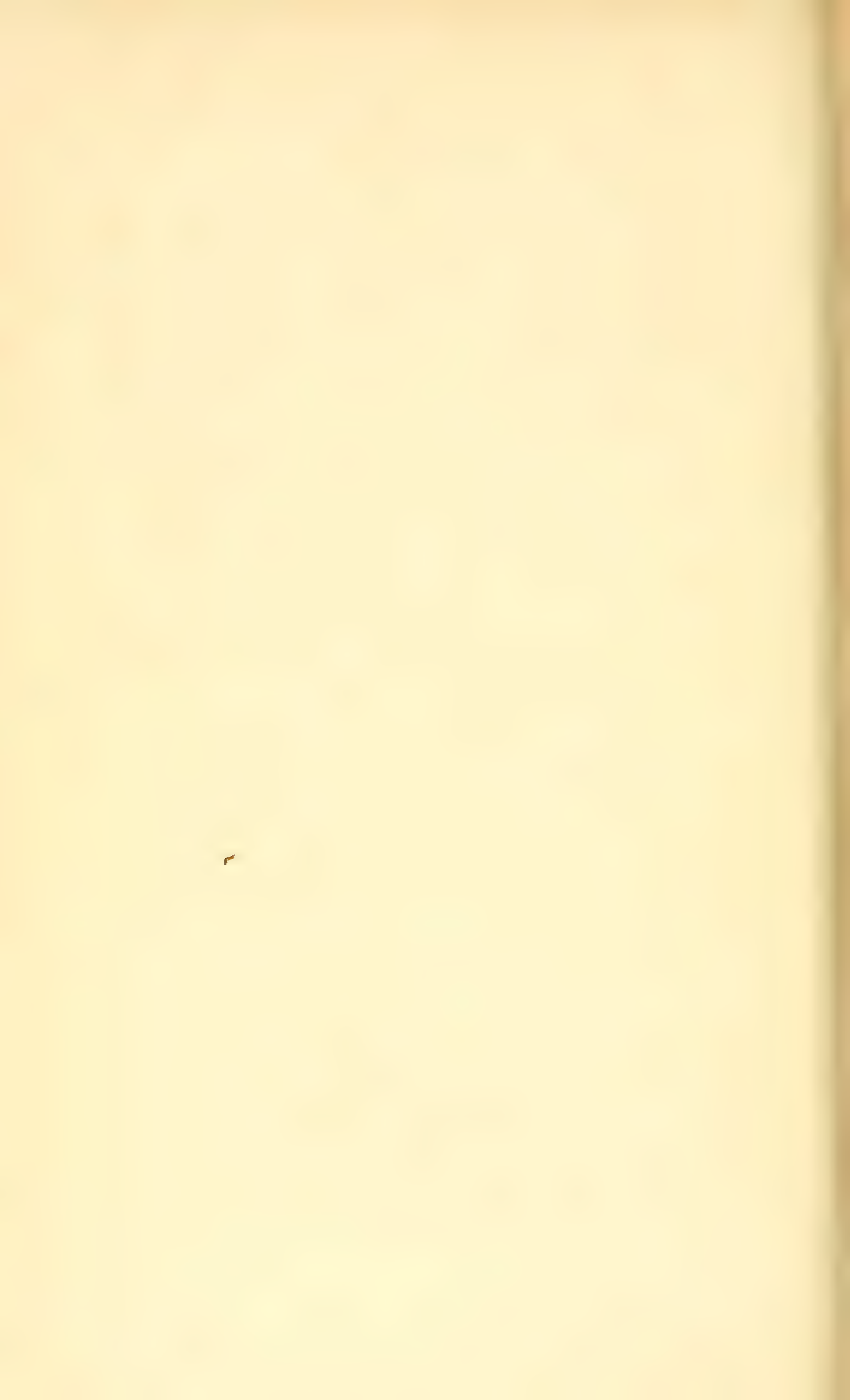
1.
3.
7.
8.
9.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
21.
20.



1.
5
6.
10
11.
12.
22.
23.
24.
25
26.
27.
28.




Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5





1

2

3

4.

5.

6

7

8.

9

Taf. XVI.

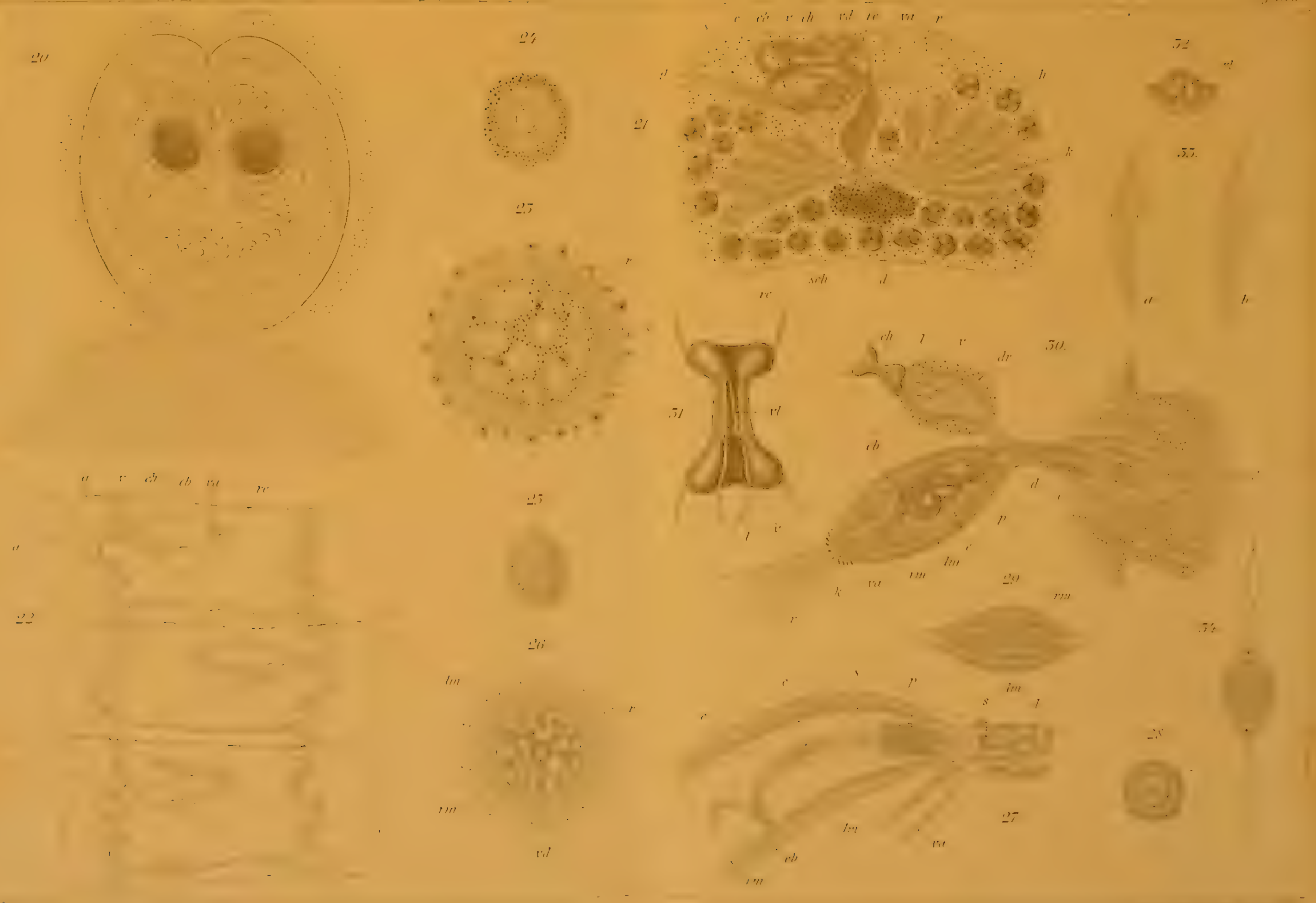
10. 11. 12. 19. 14. 13. 17. 18. 15. 16.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.





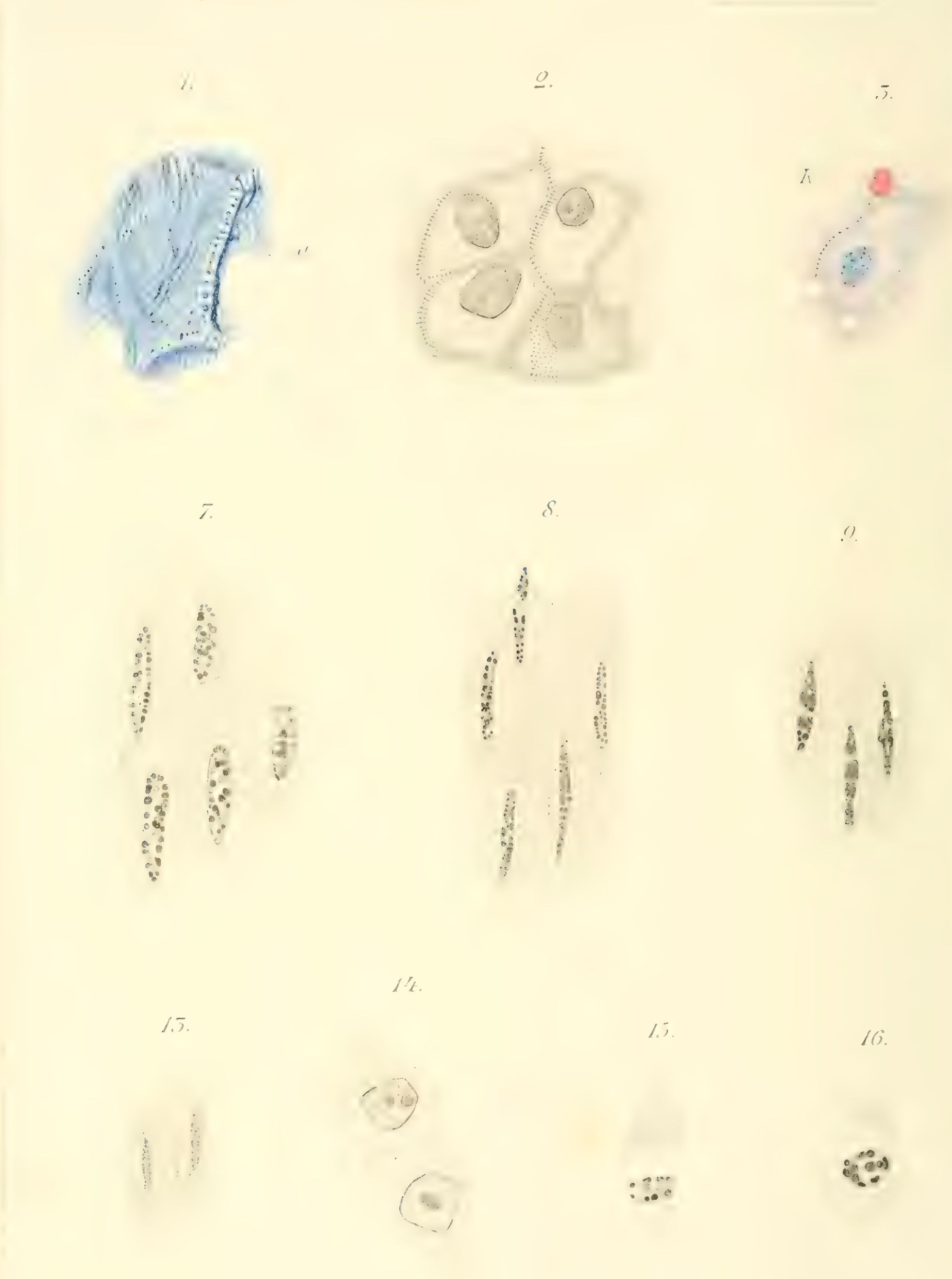


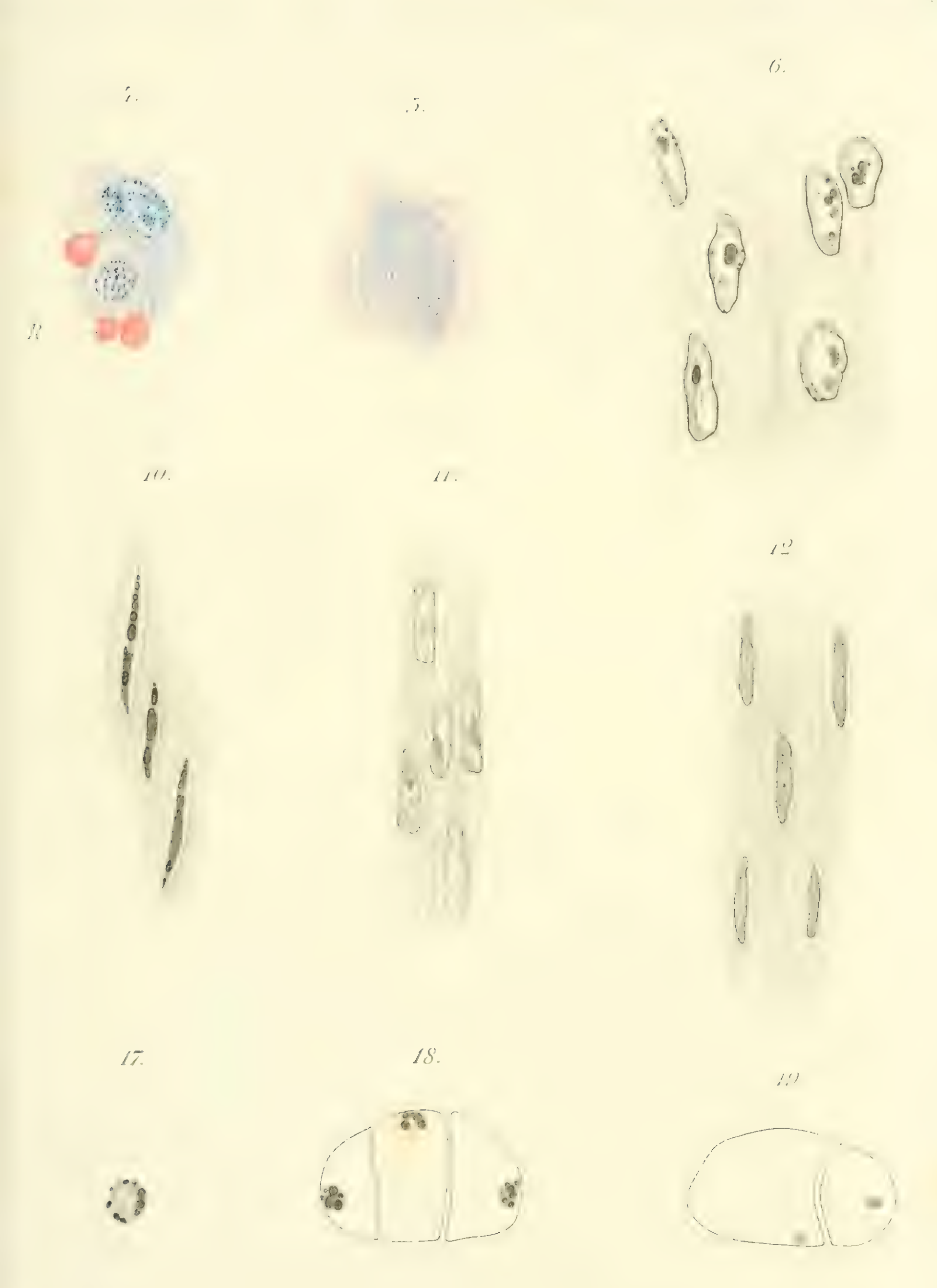








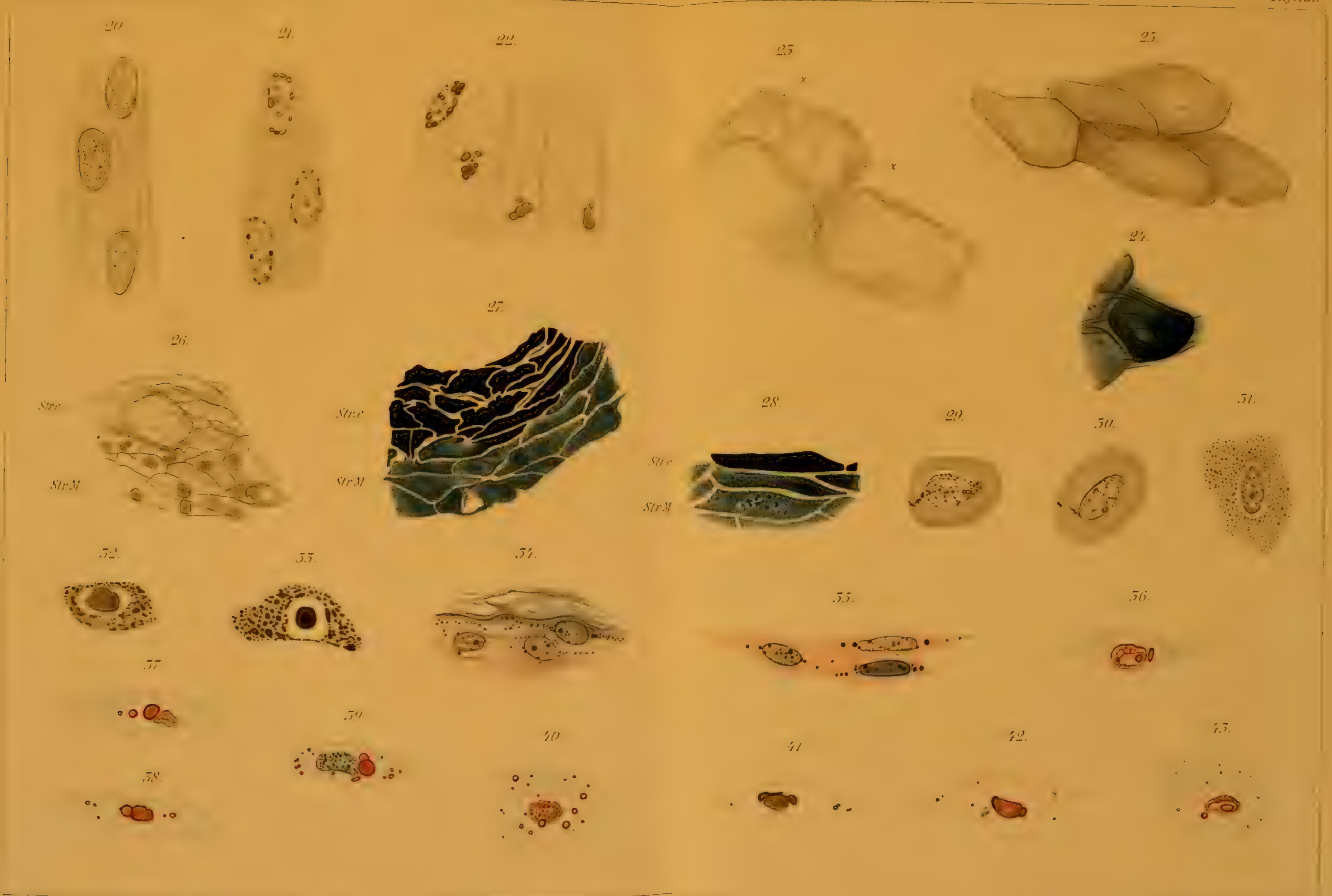

1.
2.
3.
7.
8.
9.
13.
14.
15.
16.


7.
5.
6.
R
10.
11.
12
17.
18.
19



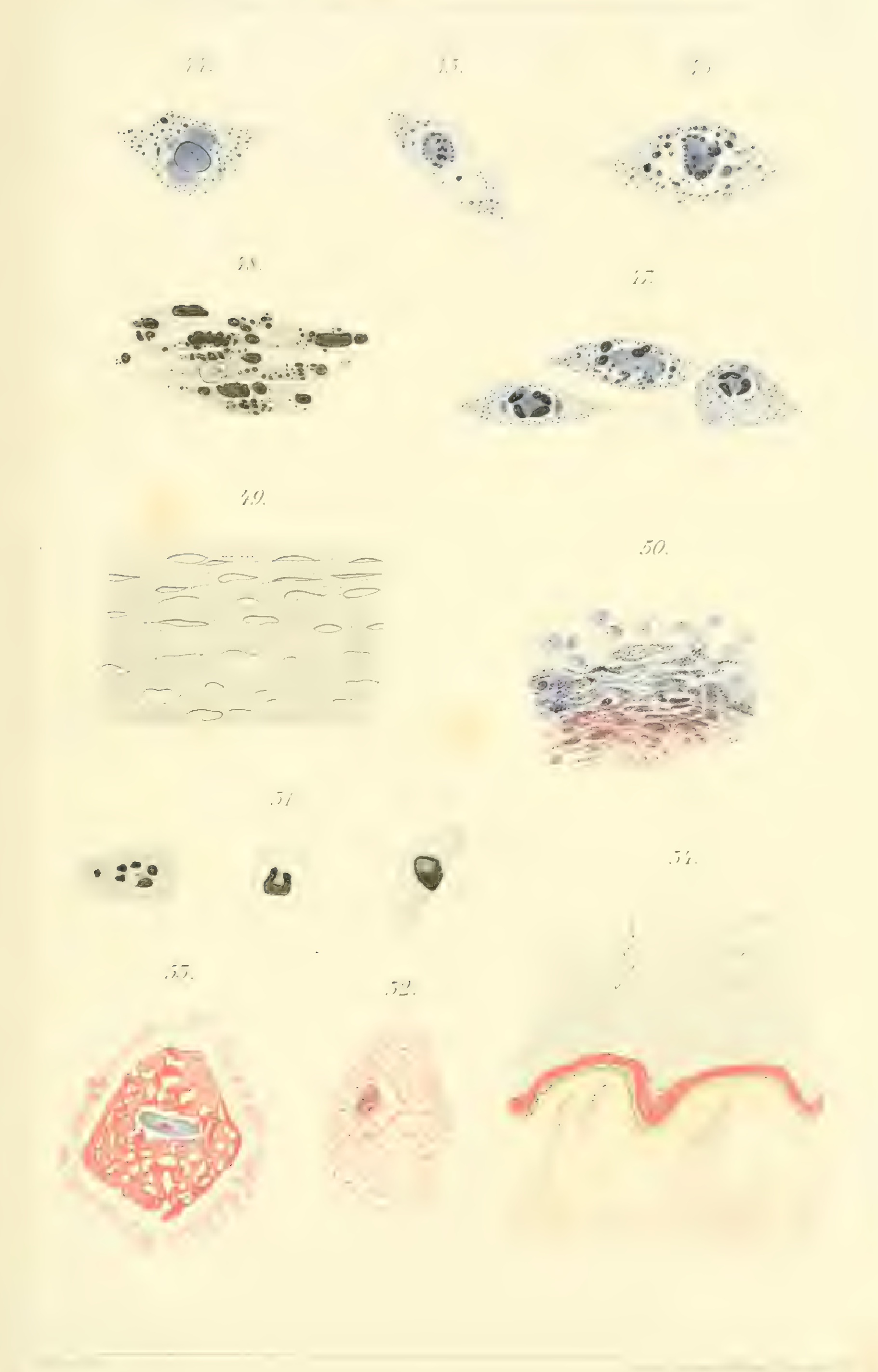




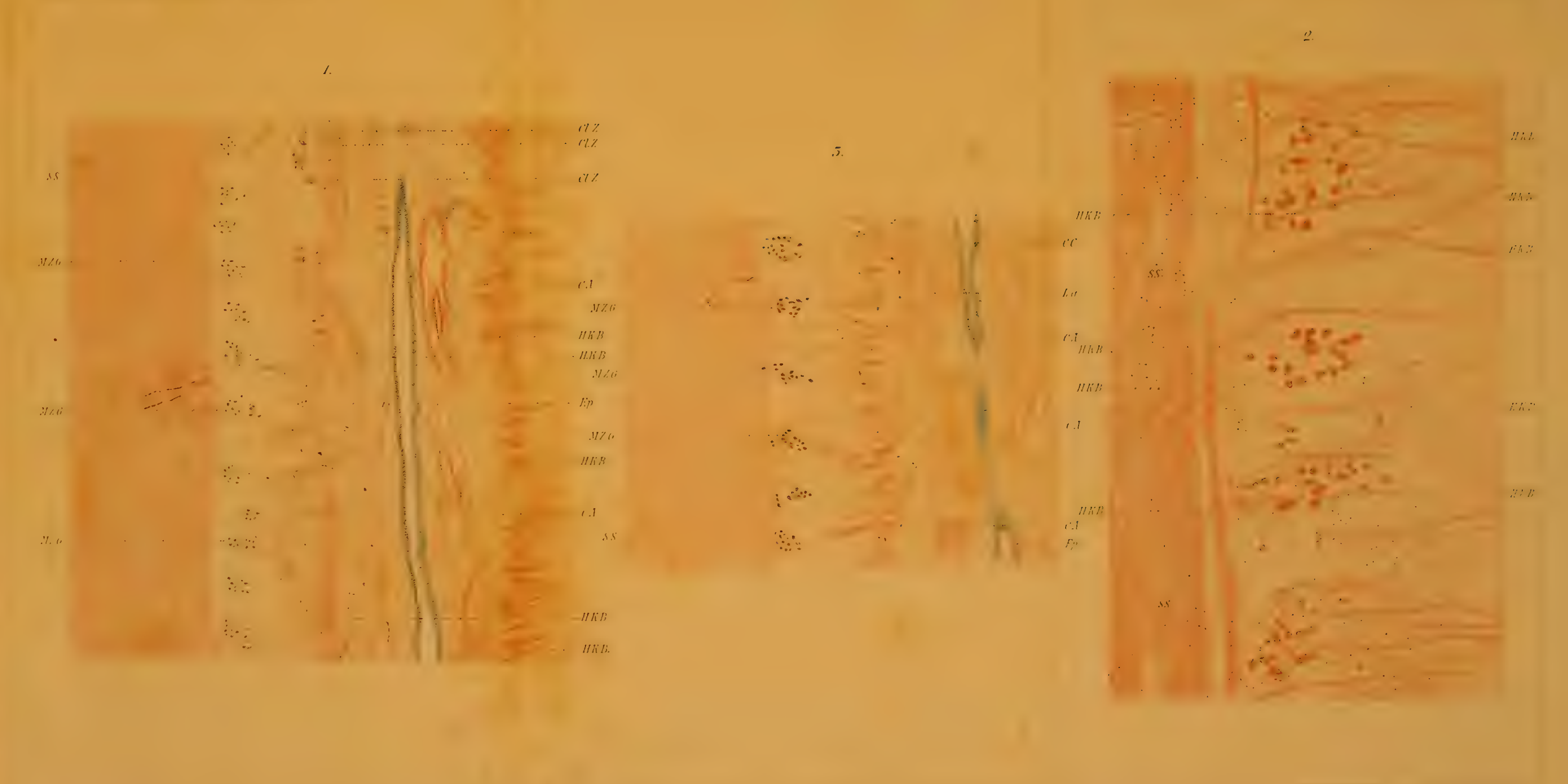


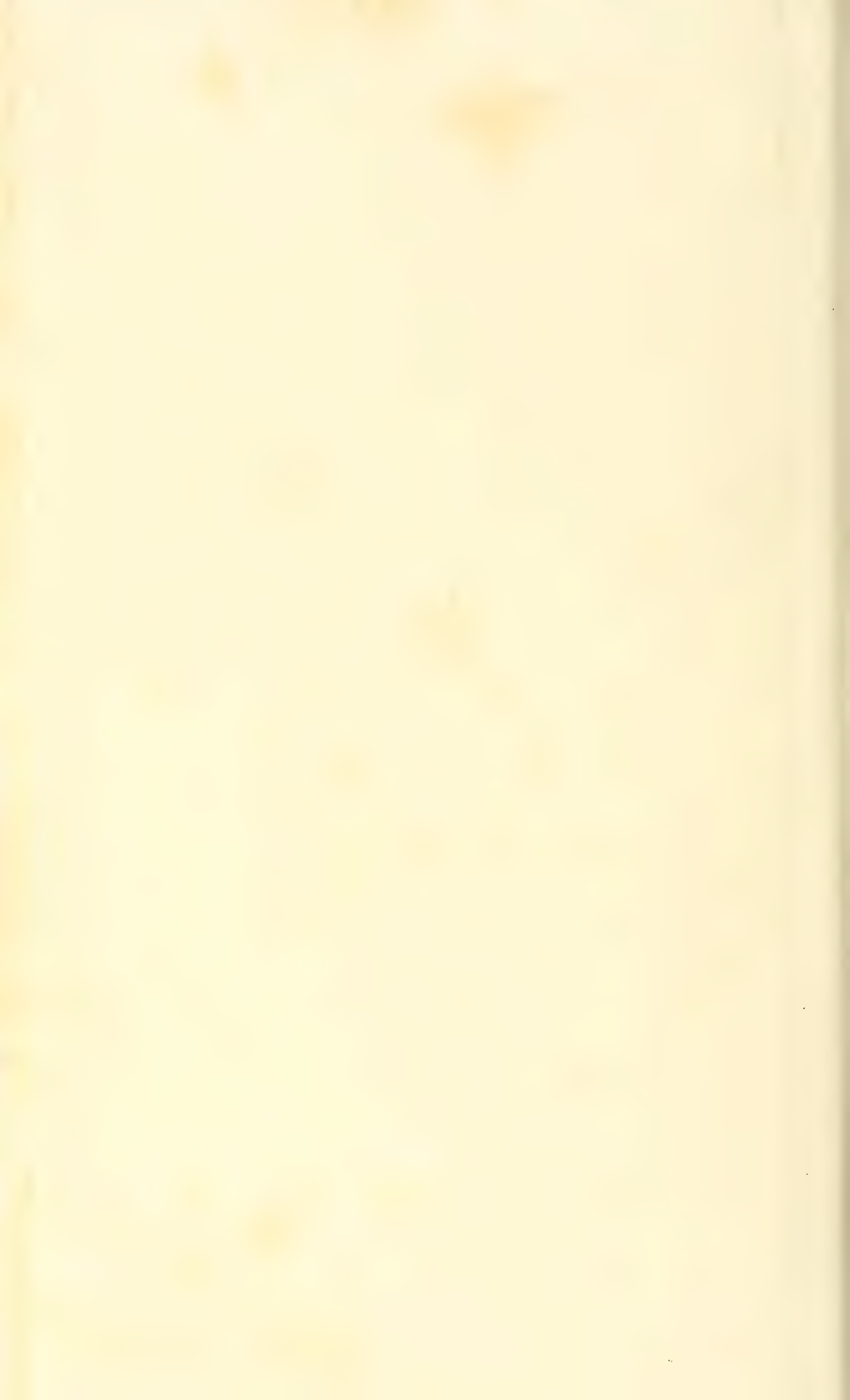
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

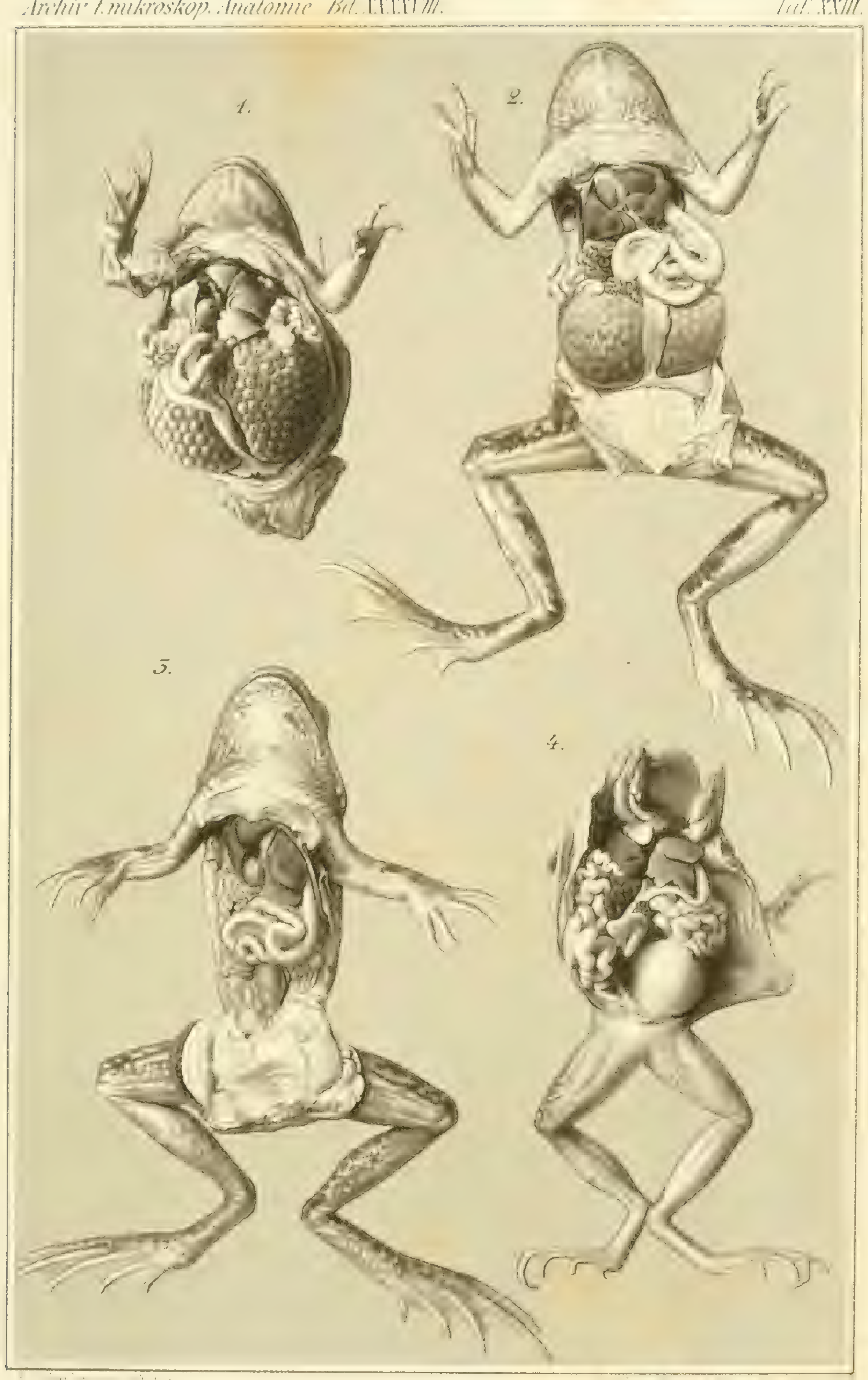



48.
47.
49.
50.
51
55.
52.








1.
2.
3.
4.



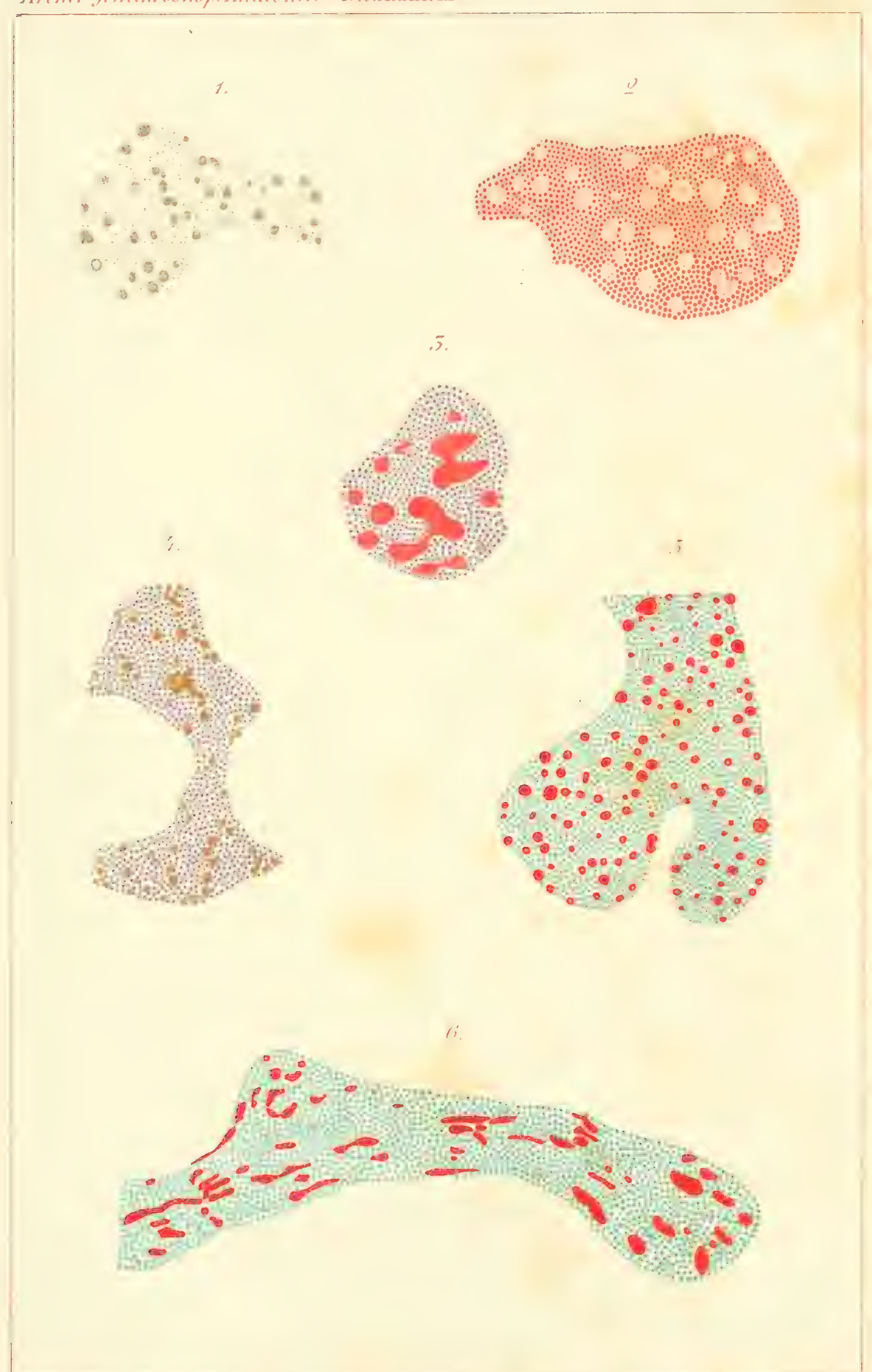


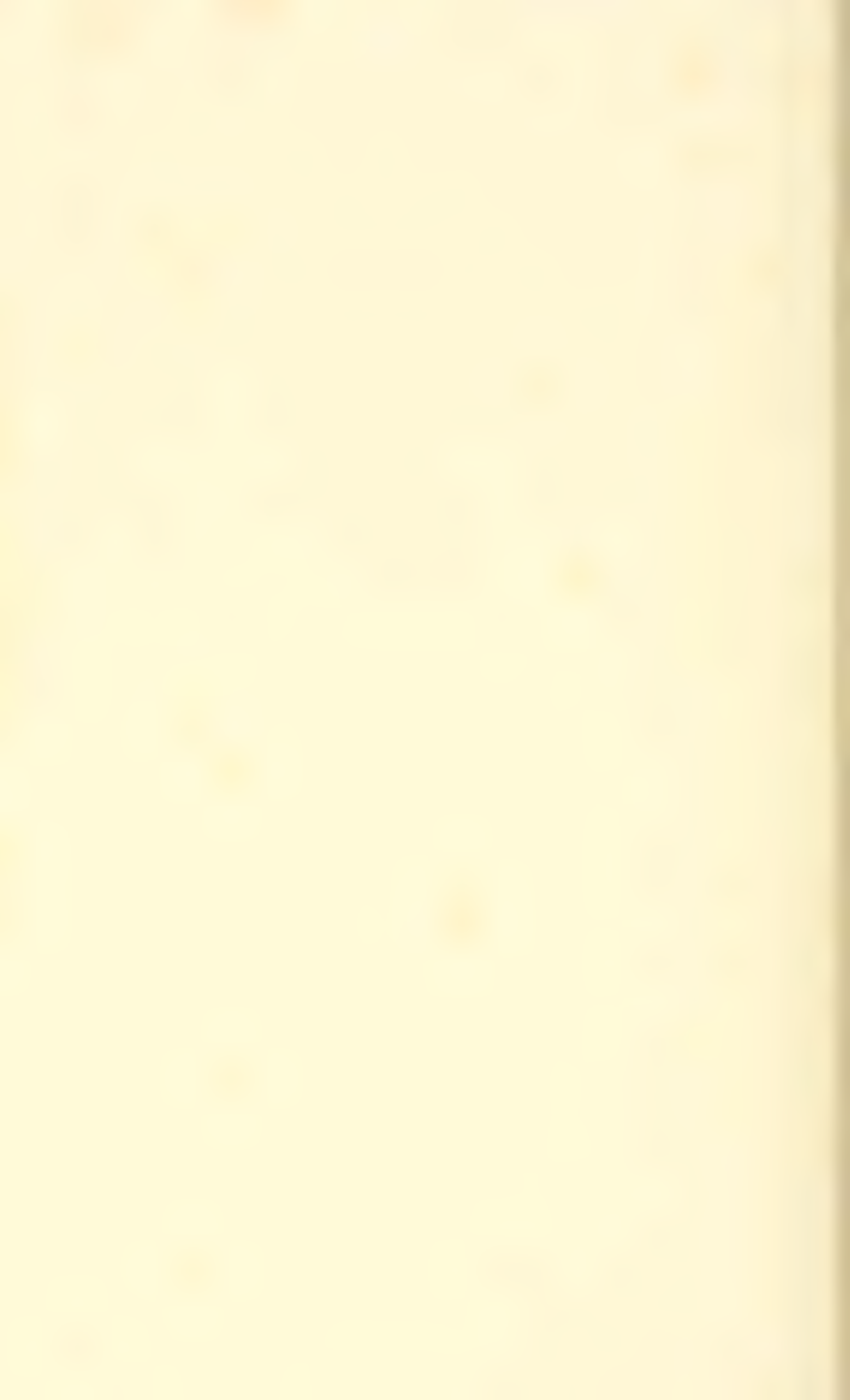






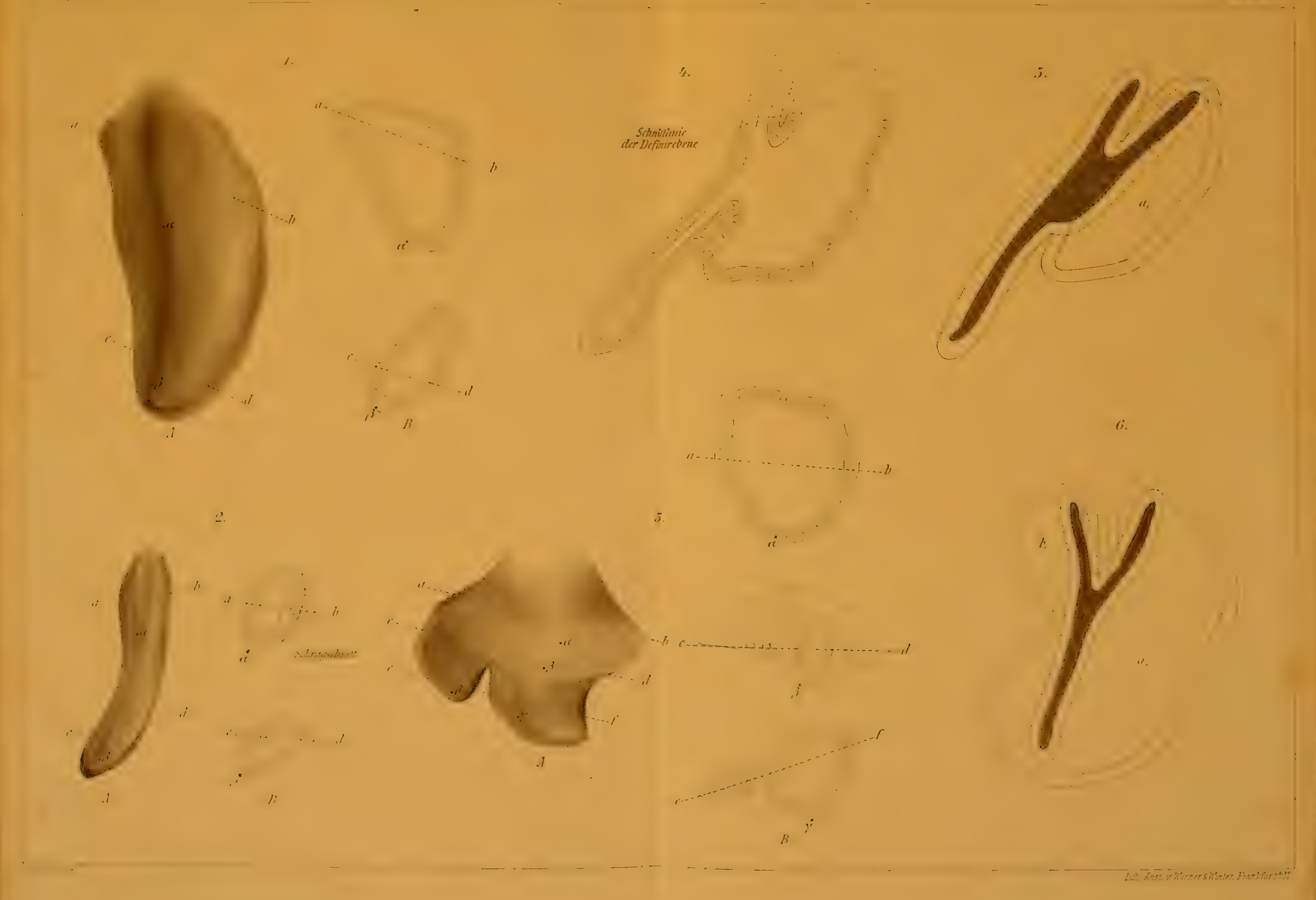



1.
2.
3.
4.
5.
6.







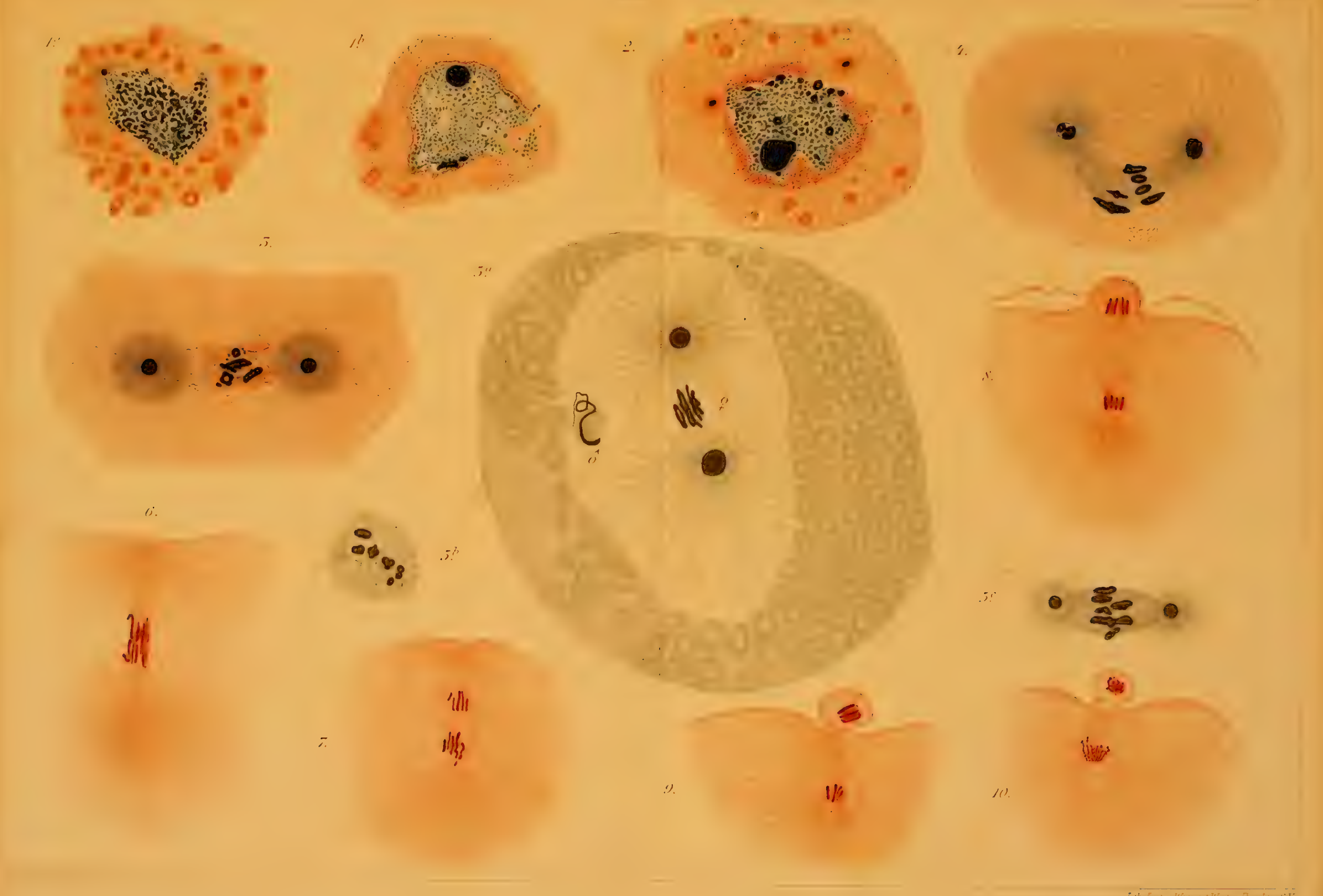


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.









Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.








11.
12.
13.
14.
16.
17.
15.
18.
22.
20.
19.
21.






1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.

1. 10. 3. 14. 2. 5.

12. 13. 4.

6. 11. 8. 9. 7.








1.
cc
PM
mes
Fa
2.
PM
ccm
mes
PM
cd
3b
3a
cctr
so
cc
MO
8.
4.
5.
6.
ccm
cctr
ao
tr
7.
LA
vg
ao
cp
LA
vg
ao
C
sc
LA
sc
sc
C
LA
sc
sc
9.
MO
VA
m
vg
ao
p
10.
LA
trac
cd
trta
trta
11.
rl
MO
VA
trac
trfo
ao
Fa
am
7a
od
MO





12.

12a.

14.

13.

Tn

ca

cp

cs

ct

sc

15.

Ts

LM

cd

16.

Ts

VM

mo












MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02627

